

N° d'ordre : 347

Série A

N° de série : 323

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE TITRE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ

PAR

Berthe NEOUSSIKINE

Docteur en Médecine de l'Université de Moscou,

Première thèse : **Contingences expérimentales et lois d'excitation neuro-musculaire.**

Deuxième thèse : **Propositions données par la Faculté.**

Soutenues le 5 MAI 1936 1936 devant la Commission d'Examen

MM. LAPICQUE, *président.*

LAUGIER,
ROBERT LÉVY, } *examineurs.*

PARIS

LES PRESSES MODERNES

96, GALERIE BEAUJOLAIS, PALAIS-ROYAL

1936

N° d'ordre : 347

Série A

N° de série : 323

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE TITRE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ

PAR

Berthe NEOUSSIKINE

Docteur en Médecine de l'Université de Moscou,

Première thèse : **Contingences expérimentales et
lois d'excitation neuro-musculaire.**

Deuxième thèse : **Propositions données par la Faculté.**

Soutenues le 1936 devant la Commission d'Examen

MM. LAPICQUE, *président.*

LAUGIER,
ROBERT LÉVY, } *examinateurs.*

PARIS

LES PRESSES MODERNES

96, GALERIE BEAUJOLAIS, PALAIS-ROYAL

—
1936

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen honoraire M. MOLLIARD.
Doyen C. MAURAIN, Professeur, Physique du globe.

Professeurs honoraires ...	H. LE CHATELIER.	Léon BRILLOUIN.	AUGER.
	H. LEBESGUE.	GOURSAT.	BLAISE.
	A. FERNBACH.	WALLERANT.	DANGEARD.
	A. LEDUC.	GUILLET.	JANET.
	Emile PICARD.	PÉCHARD.	LESPIEAU.
	Rémy PERRIER.	FREUNDLER.	MARCHIS.
			VESSIOT.

PROFESSEURS

Gabriel BERTRAND. T	Chimie biologique.	L. DUNOYER	Optique appliquée.
M. CAULLERY T	Zoologie (Evolution des êtres organisés)	A. GUILLIERMOND. T	Botanique.
G. URBAIN T	Chimie générale.	M. JAVILLIER	Chimie biologique.
Emile BOREL T	Calcul des probabilités et Physique mathématique.	L. JOLEAUD	Paléontologie.
Jean PERRIN T	Chimie physique.	ROBERT-LÉVY	Zoologie.
H. ABRAHAM T	Physique.	F. PICARD	Zoologie (Evolution des êtres organisés).
E. CARTAN T	Géométrie supérieure.	Henri VILLAT ... T	Mécanique des fluides et applications.
M. MOLLIARD T	Physiologie végétale.	Ch. JACOB T	Géologie.
L. LAPICQUE T	Physiologie générale.	P. PASCAL T	Chimie minérale.
A. COTTON T	Recherches physiques.	M. FRÉCHET T	Calcul différentiel et Calcul intégral.
J. DRACH T	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	E. ESCLANGON .. T	Astronomie.
Charles FABRY .. T	Enseignement de Physique.	M ^{me} RAMART-LUCAS T	Chimie organique.
Charles PÉREZ ... T	Zoologie.	H. BÉGHIN T	Mécanique physique et expérimentale.
Léon BERTRAND .. T	Géologie structurale et géologie appliquée.	FOCH	Mécanique expérimentale des fluides.
P. PORTIER T	Physiologie comparée.	PAUTHENIER	Physique (P. C. B.).
E. RABAUD T	Biologie expérimentale.	De BROGLIE ... T	Théories physiques.
M. GUICHARD	Chimie minérale.	CHRÉTIEN	Optique appliquée.
Paul MONTEL T	Théorie des fonctions et Théorie des transformations.	P. JOB	Chimie générale.
P. WINTREBERT .. T	Anatomie et histologie comparées.	LABROUSTE	Physique du Globe.
L. BLARINGHEM .. T	Botanique.	PRENANT	Zoologie.
O. DUBOSQ T	Biologie maritime.	VILLEY	Mécanique physique et expérimentale.
G. JULIA T	Mécanique analytique et Mécanique céleste.	BOHN	Zoologie (P. C. B.).
G. MAUGUIN T	Minéralogie.	COMBES	Botanique (P. C. B.).
A. MICHEL-LÉVY .. T	Pétrographie.	GARNIER T	Mathématiques générales.
H. BÉNARD T	Mécanique expérimentale des fluides.	PÈRES	Mécanique des fluides.
A. DENJOY T	Application de l'analyse à la Géométrie.	HACKSPILL	Chimie (P. C. B.).
L. LUTAUD T	Géographie physique et géologie dynamique.	LAUGIER	Physiologie générale.
Eugène BLOCH ... T	Physique théorique et physique céleste.	TOUSSAINT	Technique Aéronautique.
G. BRUHAT	Physique.	M. CURIE	Physique (P. C. B.).
E. DARMOIS	Enseignement de Physique.	G. RIBAUD T	Hautes températures.
A. DEBIERNE T	Physique Générale et Radioactivité.	CHAZY T	Mécanique rationnelle.
A. DUFOUR T	Physique (P. C. B.).	GAULT	Chimie (P. C. B.).
		CROZE	Recherches Physiques.
		DUPONT T	Théories chimiques.
		LANQUINE	Géologie.
		VALIRON	Mathématiques générales.
		BARRABÉ	Géologie structurale et géologie appliquée.
		MILLOT	Zoologie (P. C. B.).
		F. PERRIN	Théorie physique.
		VAVON	Chimie organique.

Secrétaire A. PACAUD.

Secrétaire honoraire D. TOMBECK.



A mon Maître, le Professeur Henri LAUGIER

Les recherches dont les résultats sont consignés dans ce travail ont été effectuées sous la direction de M. le Professeur LAUGIER. Elles ont pour but d'apporter une contribution expérimentales à l'étude de l'excitabilité musculaire et portent sur les muscles de l'homme et de l'animal.

Les expériences sur l'homme ont été conduites au Laboratoire de Physiologie appliquée à la Prophylaxie Mentale de l'Hôpital Henri Rousselle et au Laboratoire de Physiologie du Travail du Conservatoire des Arts et Métiers. Les expériences sur l'animal ont été effectuées au Laboratoire de Physiologie Générale de la Sorbonne, dirigé par M. le Professeur Louis LAPICQUE, à qui j'exprime ici ma gratitude profonde pour les conseils qu'il a bien voulu me prodiguer au cours de ces investigations aussi bien que pour la formation scientifique dont je lui suis pour une si large part redevable.

Le sujet de cette recherche m'a été inspiré par M. le Professeur LAUGIER. C'est lui qui m'a guidée au cours de ce travail. Qu'il me soit permis de lui exprimer ici toute ma reconnaissance. Chaque fois que je fus arrêtée par la complexité parfois décevante des résultats, ses indications claires et précises m'aidèrent à retrouver le fil conducteur. De même, sa critique bienveillante fut pour moi le meilleur des encouragements, un stimulus qui me poussait à de nouvelles recherches. Et, je ne saurais également passer sous silence ce que je lui dois pour l'aide qu'il m'a prêtée dans les circonstances les plus diverses, chaque fois que je me suis adressée à lui.

J'adresse également mes vifs remerciements à M. BOURGUIGNON pour la façon aimable dont il m'a reçue dans

son laboratoire de la Salpêtrière dès mon arrivée en France en 1925. C'est sous sa direction que j'ai assimilé les premières notions théoriques et pratiques d'électrophysiologie et de chronaximétrie appliquée à l'homme, notions qui m'ont servi de bases dans mes études ultérieures. C'est lui qui m'a enseigné les principes de la recherche scientifique et m'en a révélé le goût.

Une partie des expériences dont les résultats sont exposés dans les pages qui suivent (notamment les expériences sur l'animal) ont été faites en collaboration avec Mlle M. BONVALLET, qui m'a été de grand secours également pendant la rédaction de cette thèse. J'évoquerai toujours avec plaisir le souvenir de ce travail en commun.

Les graphiques publiés dans le texte ont été exécutés par mon frère A. NÉOUSSIKINE. Je voudrais lui dire ici combien j'apprécie sa collaboration, où il ne s'est pas borné au côté purement technique, et combien je lui suis reconnaissante d'avoir bien voulu consacrer une partie de son temps à cette tâche fastidieuse.

Et je remercie sincèrement mes amis Mme Léone BOURDEL, Mlle P. DAVID et M. SOKOLOFF qui ont contribué à la mise au point de mon manuscrit.

INTRODUCTION

Tandis que les résultats numériques obtenus par les auteurs qui se sont livrés à l'étude de l'excitabilité nerveuse se rapprochent sensiblement les uns des autres, il n'en est pas de même en ce qui concerne les données quantitatives trouvées dans l'étude de l'excitabilité musculaire. Ces derniers résultats sont plus complexes, ce qui a souvent donné lieu à des interprétations contradictoires.

Pour certains chercheurs, l'hétérogénéité des résultats obtenus au cours de l'étude de l'excitabilité musculaire serait l'expression d'une complexité inhérente au phénomène étudié. Il s'agirait ici de la présence d'éléments à excitabilité différente, dont la superposition expliquerait la complexité apparente. Pour les autres, le phénomène simple qui est à la base de l'excitabilité musculaire, serait obscurci dans certaines conditions expérimentales, soit par des erreurs introduites par les lois physiques de distribution du courant excitant dans les tissus, soit par des modifications de l'état physiologique du muscle.

L'interprétation des résultats observés est compliquée par la difficulté de procéder à l'étude de l'excitabilité du muscle en la séparant de celle du nerf. Les résultats de cette étude peuvent être intéressants mais leur portée est souvent restreinte du fait que les muscles de certains animaux, privés de leur nerf moteur ne se trouvent plus dans des conditions physiologiques normales. Pour pouvoir attribuer une valeur à de tels résultats il est donc nécessaire de les compléter par d'autres données expérimentales obtenues sur un muscle normal.

Pour aboutir à des conclusions, on est alors obligé de suivre une voie détournée, c'est-à-dire de procéder par des déductions successives, en comparant différentes données recueillies dans des conditions variées. Le poids de

ces déductions sera d'autant plus considérable, que le nombre de faits recueillis sera plus élevé.

Notre recherche a été entreprise précisément dans le but de réunir un certain nombre de faits expérimentaux trouvés dans des conditions variées. Il nous semble que l'exposé de ces faits, présentés aussi objectivement que possible, peut fournir des éléments utiles à l'interprétation des phénomènes complexes observés dans l'étude de l'excitabilité musculaire.

Excitabilité directe et indirecte du muscle.

Il est possible d'obtenir une contraction musculaire, au moyen du courant électrique, dans deux conditions expérimentales différentes : le courant peut être appliqué directement sur la masse musculaire, ce qui constitue ce que l'on a convenu d'appeler « excitation directe » du muscle; il peut l'être sur le nerf moteur se rendant au muscle ce qui constitue l'excitation dite « indirecte ».

Les appellations « directe » et « indirecte » ne visent que les conditions extérieures de l'excitation; elles concernent l'emplacement de l'électrode, mais ne présument point que dans l'un ou l'autre mode d'excitation on atteigne soit le muscle seul, soit uniquement le nerf.

Pendant assez longtemps on avait pensé que lorsque les électrodes sont placées sur la masse musculaire (excitation directe), c'est par l'intermédiaire des terminaisons nerveuses que le muscle répond le plus souvent à l'excitation.

Certains auteurs, SACHS (1874), SCHENK (1900), ASMUSSEN (1933) ont exprimé des doutes sur la possibilité d'exciter dans des conditions normales la fibre musculaire, autrement que par son nerf moteur. D'autres tels que HENRICQUES et LINDHART (1923) croient à l'existence de cette excitabilité que confirment les recherches expérimentales portant sur des parties de muscle où l'on ne trouve pas histologiquement des terminaisons nerveuses, HAPPEL (1926), LAPICQUE (1934a), MEIDINGER (1935a).

Mais, même en admettant qu'il soit possible de mettre

en jeu l'excitabilité du muscle par les deux modes différents précités, on comprend la difficulté que l'on éprouve quand on cherche à différencier ces réponses pour les étudier et l'obligation où l'on se trouve de recourir à des procédés d'investigation indirects.

Les anciens physiologistes ont remarqué que le muscle normal et le muscle privé de son nerf moteur présentent des différences, tant au point de vue de l'aspect de la contraction, qu'au point de vue de la façon dont ces muscles réagissent aux différentes formes du courant électrique. La contraction du muscle normal est très rapide, celle du muscle à nerf dégénéré par contre est beaucoup plus lente. Ce dernier répond moins bien que le muscle normal aux ondes brèves du courant (chocs d'induction), mais plus facilement aux courants de durée prolongée.

Ces chercheurs ont supposé que le muscle possédait une excitabilité plus lente que le nerf, excitabilité qui, dans des conditions normales, était masquée par celle plus rapide du nerf. Ils ont essayé de mettre en évidence l'existence de cette excitabilité lente sur le muscle normal en étudiant les réponses du muscle à l'excitation directe et indirecte par le courant continu ou par le courant faradique.

L'importance de la durée du courant dans l'excitation qui avait été pressentie au cours de ces études, a été mise en évidence par des travaux ultérieurs qui ont abouti à l'établissement d'une constante de temps d'excitation, la chronaxie, caractéristique de l'excitabilité des tissus. Nous retraçons ci-dessous un résumé rapide de l'histoire de cette notion et nous renvoyons pour les détails aux travaux d'ensemble de L. LAPICQUE (1926, 1929).

Constante de temps d'excitation.

Le rôle de la durée du passage du courant dans l'excitation fut observé par FICK (1863), ENGELMANN (1870), BRUCKE (1867), au cours de l'étude des tissus lents. Tous constatèrent que l'intensité liminaire de ces tissus s'abaisse lorsqu'on augmente le temps de passage du courant exci-

tant. HOORWEG (1892) et ensuite WEISS (1901) ont précisé les variations de l'intensité liminaire en fonction de la durée du passage du courant.

Ces auteurs ont montré que lorsqu'on utilise des ondes de courant de plus en plus longues l'intensité liminaire s'abaisse, mais qu'au delà d'une certaine durée de passage du courant l'intensité liminaire cesse de décroître : cette durée constitue ce que l'on appelle le « temps utile ». Il a été constaté (LAPICQUE) que c'est précisément cette durée limite au-dessous de laquelle il est nécessaire de relever l'intensité pour obtenir une réponse, qui est caractéristique d'un tissu vivant.

LAPICQUE a montré que les lois de variation du voltage liminaire en fonction de la durée du courant obtenues dans certaines conditions déterminées ont une forme bien définie, qu'il a appelée par la suite « canonique » et qui est la même sur tous les tissus vivants, à condition de choisir pour chaque tissu une échelle d'abscisses appropriées. Pour caractériser un tissu, il suffit donc de déterminer son « temps utile » ou, ce qui est pratiquement plus facile à préciser, la durée liminaire du courant pour une intensité double de celle du courant de durée infinie. L'intensité liminaire du courant de durée infinie est appelée rhéobase, la durée liminaire, donnant l'excitation avec l'intensité double de la rhéobase est dite chronaxie.

D'après L. LAPICQUE, la chronaxie déterminée de la façon que nous venons d'indiquer n'est caractéristique de l'excitabilité, que lorsque la loi intensité-durée est canonique. Lorsque cette dernière condition n'est pas remplie on ne peut parler que d'une « fausse chronaxie ». Dans le cas où la valeur du temps liminaire correspondant au double de la rhéobase est mise en doute en tant que chronaxie, LAPICQUE propose de l'appeler « Excitation Time for two Rhéobases » ou en abrégé ET2R (1931 a, 1934 c).

Depuis que la notion de la constante de temps d'excitation a été introduite en physiologie, un grand nombre d'auteurs l'ont utilisée afin d'étudier l'excitabilité musculaire. Les résultats de ces recherches ont été assez divergents. Comme nous le verrons plus loin en exposant l'histoire de la question, les désaccords entre les chercheurs

doivent être attribués pour une large part aux faits que les conditions expérimentales semblent influencer d'une manière beaucoup plus importante l'étude de l'excitabilité musculaire que celle de l'excitabilité nerveuse.

CHAPITRE PREMIER

HISTORIQUE, BUT ET METHODE DES RECHERCHES PERSONNELLES

HISTORIQUE

En comparant des lois de variation de l'intensité en fonction de la durée du courant obtenues d'une part par l'excitation directe et d'autre part par l'excitation indirecte du muscle, L. et M. LAPICQUE, en 1906, ont trouvé que ces lois ont une même forme, ne se différenciant que par la valeur absolue des voltages liminaires. Le nerf et le muscle auraient donc une seule et même chronaxie. Cette hypothèse sur l'isochronisme neuro-musculaire confirmée ensuite par l'observation de l'effet produit par différents poisons a servi à L. LAPICQUE comme base de l'explication du fonctionnement du système nerveux.

K. LUCAS, dans une série de mémoires publiés en 1906-1907 a attiré cependant l'attention sur le fait que les lois d'intensité-durée obtenues par l'excitation directe du muscle couturier de la grenouille peuvent présenter des discontinuités. Ces discontinuités étant plus systématiques que des simples erreurs expérimentales lui ont suggéré l'existence dans le complexe neuro-musculaire d'excitabilités différentes. En décomposant ces lois discontinues il a obtenu plusieurs lois simples, ayant des constantes de temps différentes, L'une des constantes de temps est petite, elle correspondrait à une excitabilité dite « gamma », qui s'obtiendrait à l'état pur par l'excitation du nerf. Une autre constante de temps environ 20 fois plus grande cor-

respondrait à une excitabilité « alpha », qui s'obtiendrait à l'état pur par l'excitation du bout aneural du couturier: ce serait l'excitabilité du muscle. Dans certaines expériences K. LUCAS a réussi à mettre en évidence une troisième constante de temps qu'il a attribuée à une substance intermédiaire entre le nerf et le muscle, l'excitabilité « beta ».

Les expériences de K. LUCAS furent reprises une vingtaine d'années plus tard par RUSHTON (1930-33), qui avait retrouvé dans les mêmes conditions les courbes alpha et gamma de K. LUCAS. En étudiant les intensités liminaires pour des courants de durée différente, en fonction de l'angle formé par les lignes de forces de ces courants avec le muscle, RUSHTON a précisé dans le muscle la disposition des éléments donnant les courbes d'excitabilité gamma et alpha. D'après l'analyse histologique du muscle, RUSHTON conclut que l'excitabilité alpha était propre à la substance musculaire et l'excitabilité gamma à la substance nerveuse.

Dans les expériences effectuées par LAPICQUE les excitations furent portées directement sur le muscle par des électrodes stigmatiques. Par contre, K. LUCAS et ensuite RUSHTON se sont servis des électrodes liquides, le muscle étant excité à travers une solution physiologique. C'est sur cette différence de conditions expérimentales qu'en 1922-1923, JINNAKA et AZUMA et ensuite DAVIS ont attiré l'attention, lui attribuant le rôle prépondérant dans la discordance des résultats obtenus par L. LAPICQUE et par K. LUCAS.

Rôle de la dimension des électrodes.

RECHERCHES EFFECTUÉES AU MOYEN D'ÉLECTRODES DE DIFFÉRENTES DIMENSIONS.

JINNAKA et AZUMA ont montré qu'en utilisant pour la détermination de l'excitabilité musculaire des électrodes liquides de K. LUCAS ils obtiennent une loi d'intensité-

durée présentant de nombreuses discontinuités. Par contre, des courbes simples à petites constantes de temps sont obtenues dans le cas où l'on utilise les électrodes capillaires de Pratt.

DAVIS (1923), en explorant le muscle avec des électrodes de grandeur différente a trouvé une relation entre la valeur des constantes de temps obtenues et les dimensions des électrodes utilisées. Les petites constantes de temps se trouvent avec les petites électrodes, les grandes, avec les grandes électrodes. Le rapport entre les valeurs déterminées avec les électrodes stigmatiques et avec les électrodes de K. LUCAS serait environ de 1 à 100.

WATTS (1924), en opérant sur le muscle couturier de la grenouille, avec les électrodes de PRATT (0,0039 mm. de diamètre), détermine une chronaxie de 0,15 sigma; en utilisant les électrodes elliptiques de 0,073×0,044 mm. de surface, une chronaxie de 0,55 sigma; avec des électrodes liquides de K. LUCAS, où le muscle se trouve suspendu dans un tube rempli de Ringer, le diamètre de ce tube étant 5×1 mm., il détermine une chronaxie de 2,7 sigma.

VERRYP (1924) trouve sur le muscle gastrocnémien de la grenouille, avec les électrodes de 0,25 mm. de surface, les chronaxies de 1,4 et de 3,4 sigma; avec les électrodes de 20 mm., les chronaxies de 1,0 et de 4,4 sigma.

GRUNDFEST (1932), sur la membrane rétrolinguale de la grenouille trouve, avec une électrode en fil métallique, une chronaxie de 2,1 sigma, avec une électrode capillaire, ayant de 20 à 60 millièmes de millimètre de diamètre, une chronaxie de 0,12 sigma.

En étudiant systématiquement les valeurs de chronaxie d'un même muscle en fonction de la dimension de l'électrode, L. LAPICQUE (1931b, 1932a b, L. et M. LAPICQUE, 1932a), a montré, qu'à partir d'une certaine grandeur de l'électrode, la valeur de la chronaxie croît progressivement au fur et à mesure que le diamètre de l'électrode augmente. Ainsi, en utilisant tantôt des électrodes capillaires de diamètre variant entre 0,15 mm. et 2,5 mm., tantôt des électrodes liquides recouvrant une surface plus ou moins grande du muscle, cet auteur a trouvé les résultats suivants :

a) pour un diamètre inférieur à 1 mm., la durée liminaire correspondante à l'intensité double de la rhéobase se situe entre 0,3-0,4 sigma;

b) pour un diamètre de 1,5 mm., elle est de 1 sigma;

c) pour un diamètre de 2,5 mm., elle est de 3 sigma;

d) lorsque le liquide de Ringer formant l'électrode recouvre 15-20 mm. de la surface musculaire, cette valeur devient égale à 20 sigma.

MATTON (1932), a confirmé les résultats de L. LAPICQUE ci-dessus indiqués. Il a trouvé également, que la valeur de la capacité liminaire pour l'intensité du courant double de la rhéobase augmente avec la dimension du segment musculaire immergé dans le liquide. Il fait remarquer, que cette augmentation de la valeur de la capacité liminaire n'est qu'approximativement proportionnelle à la surface du muscle couverte par le liquide.

INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS.

En apportant ces résultats LAPICQUE insiste sur le fait que les dimensions de l'électrode n'influencent la valeur de la capacité chronaxique, que lorsqu'elles dépassent une certaine valeur. Pour les électrodes dont le diamètre est inférieur à 1 mm., cette capacité reste constante sur un même muscle. De plus, LAPICQUE (L. 1931b, 1932a,b, LAPICQUE L. et M. 1930) montre que les lois d'excitation déterminées avec des grandes électrodes ou à travers un bain de liquide, ont souvent une forme différente de celle obtenue au cours de l'excitation par des électrodes stigmatiques placées directement sur le muscle. Les valeurs des mesures obtenues dans ces premières conditions sont influencées par la grandeur des électrodes, la conductibilité du liquide et par d'autres facteurs analogues. On aurait donc ici des mesures faussées par des conditions physiques de dérivation complexe du courant. Le phénomène physique (polarisation rétrograde) augmenterait la valeur apparente de la constante de temps d'excitation.

RUSHTON (1932e) pour justifier sa technique expérimentale, indique que l'excitation du muscle à travers un bain

permet d'obtenir une distribution homogène des lignes de force du courant autour du muscle. D'après lui, un phénomène physique susceptible de fausser la valeur réelle des mesures se développerait précisément au cours de l'excitation portée par des électrodes stigmatiques. Ce phénomène physique (diffusion latérale) tendrait à diminuer la valeur réelle de l'excitabilité musculaire.

En déterminant les lois d'excitation avec de grandes électrodes sur des tissus différents, LAPICQUE (L. 1933a et LAPICQUE L. et M. 1932b) montre que les valeurs des constantes de temps que l'on obtient ainsi ne s'accordent plus avec l'état biologique des tissus étudiés. Ces valeurs si sensibles aux modifications des conditions physiques de l'excitation, sont les mêmes sur les tissus lents et rapides : muscle couturier de la grenouille, muscle rétracteur du cou de la tortue, tunique musculaire de l'Holoturie. Sous l'influence de l'échauffement du muscle la constante de temps déterminée avec des grandes électrodes augmente contrairement à ce qui s'observe pour toutes les fonctions biologiques. Sous l'influence du refroidissement cette constante de temps garde la même valeur, ou, au contraire, accuse une tendance à la diminution, tandis que la contraction musculaire se ralentit (BENOIT, 1933, 1934).

Se basant sur ces résultats expérimentaux, L. LAPICQUE refuse d'attribuer une signification physiologique quelconque à la constante de temps déterminée sur le muscle avec les grandes électrodes ou à travers une solution physiologique. Il propose de parler non d'une « excitabilité alpha », mais d'un « phénomène alpha », indiquant qu'il s'agit ici non d'une véritable excitabilité lente du muscle, mais de conditions physiques susceptibles de perturber les valeurs réelles des mesures.

Le phénomène alpha se fait sentir également, mais à un degré moindre, dans l'étude de l'excitabilité du nerf. La valeur de la constante de temps, déterminée par l'excitation du nerf à travers un bain ou par de grandes électrodes, est plus élevée que celle obtenue avec des électrodes stigmatiques LAPICQUE (L. 1931b, LAPICQUE L. et M. 1931) GRUNDFEST.

**Recherches effectuées au moyen d'électrodes
uniquement stigmatiques.**

Les résultats expérimentaux apportés par un certain nombre d'auteurs montrent cependant que, même en utilisant les petites électrodes, on peut, dans certaines conditions, déterminer par l'excitation directe du muscle des chronaxies de valeurs assez diverses.

VERRYP (1924) en excitant les muscles gastrocnémien et couturier de la grenouille avec les électrodes de 0,25 mmq. trouve des valeurs variant de 1,4 à 3,4 sigma suivant la direction du courant.

LAUGIER (1926) obtient sur le muscle gastrocnémien de la grenouille des valeurs de chronaxie très différentes dans les conditions que voici : le muscle étant placé sur une large anode, la cathode stigmatique touche les différents points de la surface musculaire.

BREMER (1928, 1932) montre, qu'en prenant comme seuil soit une contraction rapide du muscle, soit une contraction galvanotonique (contracture) on peut déterminer sur le muscle gastrocnémien de la grenouille des chronaxies très variables, l'écart allant de 1 à 100.

WACHHOLDER et LEDEBUR (1931, 1933) déterminent sur les muscles de la grenouille des chronaxies différentes, suivant le faisceau excité : tantôt elles sont égales à celles déterminées par le nerf, tantôt, dans d'autres faisceaux elles sont plus élevées.

RENQUIST, LESKINEN, PARVIAINEN (1931) ont déterminé sur le couturier de la grenouille avec des électrodes capillaires des chronaxies diverses dont l'écart pouvait aller de 1 à 2,2 et de 1 à 3.

MOORE et BRUCKE (1931) ont trouvé à l'excitation directe d'une fibre musculaire de la membrane retrolinguale de la grenouille une chronaxie entre 2,5 et 70 sigma. A l'excitation de la même fibre par le nerf ils ont trouvé une chronaxie de 0,9-1,5 sigma. Les valeurs les plus élevées ont été trouvées aux extrémités de la fibre.

LAUGIER et LIBERSON (1932) avec deux électrodes en fil d'argent chloruré piquées dans les deux extrémités du

muscle gastrocnémien de la grenouille, ont déterminé des chronaxies avec le courant ascendant et descendant. Les valeurs ainsi obtenues présentent des écarts allant de 1 à 2, de 1 à 3, et même de 1 à 10.

En 1934, BONNARDEL et LIBERSON ont retrouvé sur plusieurs muscles de la grenouille des chronaxies différentes dont le rapport peut aller de 1 à 10, en plaçant des électrodes punctiformes au contact du muscle. Des résultats analogues ont été retrouvés par CIGARO (1935). D. VERPEAU (1932) avec une cathode punctiforme trouve sur les muscles blancs du lapin une chronaxie égale à celle déterminée par l'excitation du nerf (0,16-0,3 sigma); sur des muscles rouges — tantôt des petites chronaxies, tantôt des chronaxies plus élevées (0,20-1,10 sigma).

HIRVONEN (1932) détermine, par excitation directe et indirecte des muscles gastrocnémien et péronier de la grenouille, des chronaxies dont le rapport varie de 1 à 10.

GRUNDFEST (1932) en utilisant une cathode capillaire et une anode diffuse a trouvé sur la fibre de la membrane rétrolinguale de la grenouille, par excitation indirecte et directe, des chronaxies, dont le rapport peut varier de 1 à 2 jusqu'à 1 à 10.

SIMÉONE et ROSENBLUETH (1934) ont déterminé sur la membrane nictitante du chat des lois d'excitation complexes, et des constantes de temps de 0,3 et de 0,75 sigma.

Des lois complexes ont été trouvées également par BONNARDEL et GOUDCHAUX (1935) dans l'excitation d'un tissu lent (bande musculaire ventrale de la sangsue).

Dans toutes ces expériences le muscle est resté excitable par le nerf.

Nous n'avons cité ici que les travaux faits sur le muscle dénudé. Des résultats analogues furent signalés dans l'étude percutané du muscle. (BOURGUIGNON (1923, 1932), BUSSOW (1933), PLATZ (1932), LAUGIER et NÉOUSSIKINE (1932)).

Tous les travaux que nous venons d'énumérer montrent que l'on peut obtenir sur un même muscle des capacités chronaxiques très différentes par l'excitation directe au moyen d'électrodes stigmatiques. Dans d'autres recherches consacrées à ce sujet les auteurs indiquent par contre qu'en se plaçant dans des conditions expérimentales

tales bien définies on ne trouve à l'excitation directe du muscle qu'une seule chronaxie, égale à celle que l'on détermine par l'excitation du nerf. FABRE (1928d, 1931a), l'a montré en étudiant à l'aide du microscope la réponse d'un petit nombre de fibres sur le muscle gastrocnémien de la grenouille.

BOURGUIGNON et BENNATI (1931) sur une bandelette musculaire du lapin, découpée dans un endroit où à l'œil nu on ne voyait pas de filets nerveux, ont trouvé une chronaxie égale à celle déterminée par l'excitation du nerf.

HEGEMANN (1933) au cours de l'étude du muscle iléofibulaire de la grenouille observe au début de l'expérience par excitation du muscle une chronaxie égale à celle déterminée par l'excitation du nerf. Ce n'est qu'au fur et à mesure que la préparation vieillit, que la chronaxie prise par l'excitation du muscle augmente, celle prise par l'excitation du nerf restant constante. Au moment où l'écart entre la chronaxie du nerf et celle du muscle dépasse 1 à 3, le muscle cesse de répondre à l'excitation, mais remis pour quelque temps dans la solution de Ringer il redevient excitable par le nerf et on retrouve à ce moment une même chronaxie à l'excitation directe et indirecte.

De même MEIDINGER (1935b) en excitant les fibres musculaires de la membrane rétrolinguale de la grenouille détermine des valeurs assez différentes, mais après avoir soumis la préparation au lavage avec le sérum physiologique il ne trouve plus qu'une seule valeur sur toute l'étendue de la fibre.

On voit donc d'après les résultats expérimentaux cités que les mesures prises par l'excitation directe du muscle même avec des électrodes stigmatiques peuvent ne pas être homogènes. Cette constatation faite par la plupart des auteurs a donné lieu à des interprétations très différentes.

INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS.

Les uns pensent que le nerf et le muscle ont chacun une excitabilité propre, et que c'est le mélange de ces deux

excitabilités qui crée l'apparence complexe des résultats obtenus par l'excitation du muscle. D'autres, par contre, pensent que le muscle aussi bien que le nerf moteur correspondant sont composés chacun par des éléments d'excitabilité différente. D'autres enfin, pensent avec L. LARICQUE, que l'hétérogénéité apparente des résultats obtenus sur le muscle est due uniquement à des conditions expérimentale, défectueuses au cours de la prise des mesures.

1^{re} HYPOTHÈSE. *Différence d'excitabilité du nerf et du muscle.*

D'après une hypothèse émise par des physiologistes du XIX^e siècle, reprise par K. LUCAS et soutenue ensuite par d'autres auteurs (WATTS, RUSHTON, GRUNDFEST) le nerf serait un tissu plus rapide que le muscle. Au cours de l'excitation du muscle on atteindrait donc tantôt l'un, tantôt l'autre de ces éléments. Ces auteurs pensent, qu'en tenant compte de la disposition différente de ces éléments histologiques dans le muscle, il est possible de les atteindre sélectivement.

Les résultats expérimentaux montrent cependant que même dans la région aneurale du muscle, et même dans certains cas où le nerf moteur est dégénéré, on peut trouver des constantes de temps d'excitation égales à celles que l'on détermine par le nerf. D'autre part, la discontinuité de la loi d'excitation fut signalée par certains auteurs au cours de l'excitation du nerf.

2^e HYPOTHÈSE. 1) *Présence dans le nerf d'éléments à excitabilité différente.*

UMRATH (1926) et KODERA (1928) ont trouvé par l'excitation du sciatique de la grenouille et du crapaud une loi de forme complexe. KODERA a pu distinguer sur cette loi 2 et parfois 3 segments avec des chronaxies correspondantes de 0,1-1,0 sigma.

En 1931, ce phénomène fut retrouvé par GILDEMEISTER et SAKAMOTO, et par RENQUIST et PARVIAINEN. Les premiers auteurs ont trouvé la loi complexe en prenant comme seuil une contraction assez ample. RENQUIST et PARVIAINEN ont noté l'apparition de la discontinuité de la loi au moment où la contraction se déplaçait dans un faisceau de fibres musculaires voisines. En interprétant ces résultats la plupart des auteurs cités croient qu'il s'agit de la présence dans le nerf de fibres à excitabilité différente.

2) *Présence dans le muscle d'éléments à excitabilité différente.*

L'idée que le muscle a une composition hétérogène est acceptée par un certain nombre d'auteurs. Cette hypothèse trouve son support dans les études anatomo-histologiques et physiologiques du muscle. Elle a été émise vers la fin du 19^e siècle à la suite de l'étude de la forme de la contraction musculaire d'une part et de l'image histologique du muscle de l'autre.

a) En analysant *la forme de la contraction*, les physiologistes ont attiré l'attention sur le fait que cette contraction, dans certaines conditions d'excitation semble être composée par une succession ou une superposition de contractions de rapidités différentes. (FICK (1872), FUNKE (1874), PEREIRA (1925), GELFAN (1933).

b) *L'étude anatomo-histologique des muscles a montré que les fibres musculaires n'ont pas toutes la même structure*, se distinguant par une richesse plus ou moins grande en sarcoplasma. Chez les mammifères ces fibres se différencient d'après leur couleur (rouges et blanches). chez les batraciens — d'après leur épaisseur. (CUVIER, KRAUSE (1863), LORENZINI, GRUTZNER (1883), BANOEFFER (1890), BOTTAZZI). D'après les différents auteurs la vitesse de la contraction de ces fibres ne serait pas la même. La forme de la contraction d'un muscle serait donc déterminée par sa composition histologique.

Cependant DENNY BROWN (1929) a contesté l'existence d'une relation étroite entre l'aspect anatomo-histologique

du muscle et la vitesse de sa contraction. Cet auteur a trouvé que des fibres musculaires très semblables histologiquement peuvent présenter des différences de rapidité considérables. La démonstration de l'hétérogénéité histologique du muscle, ne suffit donc pas d'après lui pour prouver l'hétérogénéité fonctionnelle.

c) En étudiant *la réaction des différents muscles de grenouille à l'acétylcholine* WACHHOLDER (1930a b, 1932a, b), WACHHOLDER et LEDEBUR (1931, 1933), WACHHOLDER et NOTHMANN (1932) RUCKERT (1930) ont distingué deux types de fibres musculaires, fibres toniques et non toniques. Ces fibres qui n'ont ni la même structure histologique, ni la même composition chimique (KRUEGER, DUSPIVA, FURLING, 1933) auraient des chronaxies différentes.

La complexité des résultats que l'on obtient dans l'excitation du muscle s'expliquerait donc par la composition de ce dernier en faisceaux toniques et non toniques. Le caractère peu systématique des données expérimentales ne confirme cependant pas cette hypothèse.

d) RIJLANT (1933-34) en enregistrant les *courants d'action au cours de la contraction musculaire* a apporté d'autres arguments en faveur de l'hypothèse de l'hétérogénéité fonctionnelle du muscle. Il a pu distinguer d'une part la présence d'ondes rapides amples et de grande fréquence, et d'autre part d'ondes très lentes. Ces différentes ondes seraient d'après l'auteur l'expression de deux modalités différentes de l'activité musculaire.

Ces conclusions de RIJLANT sont cependant contestées par AUGER et FESSARD (1934). D'après ces derniers, les ondes d'apparence lente et que l'on peut enregistrer sur le muscle sont le résultat de l'addition d'un certain nombre d'ondes rapides. En excitant un très petit faisceau de fibres musculaires ces auteurs retrouvent des ondes dont la rapidité se rapproche considérablement de celles des ondes obtenues par l'excitation du nerf. Le nerf et le muscle auraient donc une excitabilité très voisine l'une de l'autre, la complexité des résultats ne serait qu'apparente, l'homogénéité du nerf et du muscle ne pouvant se révéler que dans certaines conditions expérimentales bien définies.

3^e HYPOTHÈSE. *Erreurs expérimentales pouvant créer une apparence d'hétérogénéité des mesures obtenues au cours de l'excitation du complexe neuro-musculaire.*

Les causes d'erreurs pouvant expliquer les résultats aberrants obtenus dans la détermination de l'excitabilité musculaire peuvent avoir deux origines : il faut tenir compte, d'une part, des conditions instrumentales, et, d'autre part, de l'état physiologique de la préparation étudiée.

1) *Conditions instrumentales.*

Dans l'excitation directe du muscle L. LAPICQUE préconise l'emploi des électrodes stigmatiques appliquées directement à la surface du muscle, pour éviter le phénomène alpha. Dans l'excitation du muscle par le nerf il est important d'assurer une distance définie entre les électrodes. Comme l'ont montré CARDOT et LAUGIER (1914) lorsqu'au cours de l'excitation du nerf les électrodes sont trop rapprochées l'une de l'autre, les valeurs des mesures sont inférieures aux valeurs réelles de l'excitabilité du nerf. Si on ne tient pas compte de ce phénomène, on risque de créer un semblant d'hétérochronisme en comparant ces mesures trop petites prises sur le nerf avec des déterminations bien faites sur le muscle. Ces conditions défectueuses se trouvent réalisées lorsque le nerf excité est recouvert de liquide formant l'anode diffuse, comme on l'observe dans les expériences de GRUNDFEST. (LAPICQUE L. 1933b, 1934c).

Les expériences de COPPÉE ont de nouveau mis en évidence par un autre procédé ce rôle des conditions expérimentales. En excitant le muscle avec des courants alternatifs sinusoïdaux, cet auteur a trouvé une fréquence optimale qui était très proche de celle déterminée par l'excitation du nerf. L'allure de la courbe de variation des intensités liminaires en fonction de la fréquence (courbe de la pararésonance) se trouve être modifiée quand l'excitation est portée sur le muscle avec des électrodes trop

grandes, sur le nerf avec des électrodes trop rapprochées l'une de l'autre.

Le rôle des conditions instrumentales est de beaucoup moins important lorsqu'il s'agit d'exciter les tissus lents. L'écartement des électrodes n'influence pas la valeur des mesures prises sur un nerf non myélinisé, la dimension de la cathode, celles prises sur un muscle (FRÉDÉRICQ et FLORKIN (1927), L. et M. LAPICQUE (1935), BUGNARD et HILL (1935)). L. et M. LAPICQUE ont trouvé chez l'escargot dans n'importe quelles conditions toujours la même valeur des chronaxies, à l'excitation directe et indirecte du muscle.

2) Conditions physiologiques.

La préparation peut s'altérer au cours de l'expérience sous l'influence de facteurs divers (dessiccation, fatigue, etc.) On mesure dans ce cas la chronaxie élevée de fibres abimées. Cette altération est particulièrement manifeste sur le muscle couturier de la grenouille dont la fragilité fut mise en évidence par DULIÈRE et HORTON (1929, 1930).

L. et M. LAPICQUE ont parfois constaté au cours de l'excitation directe du muscle l'apparition de valeurs aberrantes trop élevées de chronaxie. Mais en vérifiant le contact de l'électrode, en déplaçant légèrement celle-ci pour éviter les fibres fatiguées par des excitations répétées, ou en humectant le muscle, ces auteurs ont vu disparaître ces grandes valeurs. Dans certains cas, où la valeur élevée de la chronaxie persistait malgré toutes les précautions prises, un examen à la loupe de l'endroit excité a révélé des traces de lésion et d'égratignure du muscle (1932c, d).

L'influence de la fatigue et de la dessiccation de la préparation sur l'apparition des chronaxies élevées fut, ainsi qu'on l'a vu plus haut (voir. p. 13) confirmée par HEGEMANN et par MÉDINGER.

Après avoir éliminé ces causes d'erreurs, L. et M. LAPICQUE ont toujours trouvé par l'excitation directe et indirecte du muscle des chronaxies très proches les unes des autres. Pour un muscle normal et en bon état la différence de chronaxies ne dépasse pas le rapport de 1 à 2, ou de 1

à 3. Lorsque ce rapport est dépassé, le muscle cesse de répondre à l'excitation du nerf.

Cette relation étroite entre l'état de la préparation et l'apparition des chronaxies élevées par l'excitation du muscle n'a pas été retrouvée par certains auteurs. Ceux-ci font remarquer que l'état physiologique défectueux de la préparation ne peut pas expliquer tous les cas où l'on trouve les chronaxies musculaires élevées. C'est ainsi que même au début de l'expérience, on peut obtenir aussi bien des petites valeurs, que des valeurs élevées. Ces valeurs élevées trouvées au début de l'expérience peuvent se maintenir pendant environ une heure et présenter ensuite une tendance à la diminution (WACHOLDER et LEDEBUR (1933), BONNARDEL (1935).

RECHERCHES PERSONNELLES : BUT ET METHODE

Dans le résumé des travaux expérimentaux sur l'excitabilité musculaire nous avons vu que la complexité des résultats obtenus est constatée et admise par la plupart des auteurs qui se sont occupés de la question. Des valeurs hétérogènes ont été déterminées dans des conditions expérimentales diverses, aussi bien avec des électrodes stigmatiques, qu'avec des électrodes de grande dimension, et cela, quelle que soit la région du muscle explorée.

D'après l'interprétation donnée par un groupe d'auteurs, on ne doit attribuer une valeur physiologique qu'à certaines mesures parmi celles qu'on trouve au cours de l'excitation du muscle; les valeurs aberrantes devant être éliminées comme dues soit aux conditions défectueuses d'excitation, soit à des erreurs expérimentales. Cette opinion est réfutée par d'autres auteurs, qui font remarquer que les valeurs les plus diverses persistent malgré toutes les précautions prises et ne doivent pas être négligées dans l'interprétation des résultats.

Généralement, au cours de ces expériences les chercheurs n'ont effectué qu'un nombre relativement restreint de déterminations sur un même muscle, en se contentant soit d'affirmer, soit de réfuter la signification caractéristique des différentes valeurs. Il nous semble cependant que dans l'interprétation de ces résultats il faut tenir compte non seulement de la valeur absolue des mesures que l'on obtient mais également de la constance avec laquelle elles apparaissent. Une différenciation doit être faite entre les mesures qui s'obtiennent fréquemment dans des conditions données, et celles qui par leur apparition rare présentent un caractère accidentel.

Pour arriver à une telle différenciation il importe de posséder un grand nombre de résultats et de les étudier systématiquement.

C'est dans ce but que nous avons entrepris la recherche dont les résultats font l'objet du présent travail. Au cours de cette recherche, nous avons enregistré toutes les valeurs qui se sont rencontrées pendant l'expérience, si aberrantes qu'elles puissent paraître à première vue, en éliminant uniquement celles où l'erreur expérimentale était manifeste, (déplacement de l'électrode entre la détermination de la rhéobase et la capacité chronaxique correspondante, lésion de l'endroit excité du muscle, etc). Ces mesures recueillies ont été groupées en polygones de fréquence afin de distinguer les tendances systématiques pouvant donner des indications sur la distribution caractéristique de ces différentes valeurs.

Nos expériences ont été faites dans des conditions expérimentales variées, elles ont porté sur des muscles d'homme, de chien, de grenouille et de pelobate.

Dans la première partie du travail, nous exposons les résultats obtenus sur le muscle de l'homme à travers la peau, et sur le muscle du chien à travers la peau d'abord et après l'incision de cette dernière, ensuite. Nous avons étudié ici l'influence des téguments sur la distribution des mesures obtenues dans des conditions expérimentales différentes.

Dans la seconde partie du travail, nous exposons les

résultats obtenus sur les batraciens en comparant le muscle normal au muscle à nerf moteur dégénéré.

Nous avons commencé par étudier l'excitabilité du muscle avec le courant à début brusque. En déterminant la rhéobase et le temps liminaire correspondant à l'intensité double de la rhéobase, nous avons obtenu des résultats numériques hétérogènes. Au cours de ces mesures la rhéobase a été déterminée par le passage du courant constant; or, comme l'ont indiqué différents auteurs, une telle détermination de la rhéobase dans l'excitation directe du muscle peut être parfois difficile; sous l'influence du passage prolongé du courant on voit baisser de plus en plus l'intensité liminaire, ce qui peut rendre discutable la valeur significative de la rhéobase ainsi obtenue, et par conséquent celle de l'ET₂R correspondante.

Afin d'éviter la difficulté liée à la détermination de la rhéobase nous avons effectué des mesures en utilisant le courant à établissement progressif.

PREMIERE PARTIE

EXPERIENCES FAITES SUR LE MUSCLE DE L'HOMME ET DU CHIEN

CHAPITRE II

DETERMINATIONS DE L'ET 2R DANS LES DIFFERENTES REGIONS DU MUSCLE

MUSCLE BICEPS BRACHIAL DE L'HOMME

Lorsque au cours de l'excitation directe du muscle les électrodes sont placées sur la masse musculaire, on s'aperçoit que l'efficacité du courant n'est pas la même dans les différentes régions du muscle. Les régions où la contraction musculaire est obtenue avec l'intensité du courant la plus faible ont été appelées des « points moteurs ».

L'emplacement de ces points n'est pas le même dans un muscle normal et dans un muscle dont le nerf est dégénéré. Dans un muscle normal, il correspond à la projection sur la surface musculaire des endroits où le nerf moteur pénètre et se distribue dans le muscle (REMAK, BOURGUIGNON (1923)). Plus on s'éloigne de ces points, et d'autant plus s'élève l'intensité liminaire du courant excitant. Par contre, lorsque l'on explore les muscles de l'homme ou des mammifères dont le nerf est dégénéré, la région la plus excitable ne se trouve plus à l'endroit du

point moteur du muscle normal, mais rejetée vers l'extrémité. Comme l'ont déjà indiqué DOUMER (1891), REMAK, WERTHEIM-SOLOMONSON, on observe ici une « descente du point moteur ». C'est à « l'excitation longitudinale » que le muscle dont le nerf est dégénéré répond le mieux chez l'homme aussi bien que chez les autres mammifères.

La signification physiologique exacte du point moteur dans un muscle normal n'est pas encore bien connue. Sa disposition anatomique fait penser que ce sont les terminaisons nerveuses que le courant atteint quand l'excitation porte sur ce point. En faveur de la nature nerveuse du point moteur plaide également la relation étroite qu'il montre avec l'état physiologique du nerf moteur, ainsi que la facilité avec laquelle l'excitabilité de ce point se modifie sous l'influence des centres nerveux. Cependant, les travaux où l'excitabilité fut étudiée comparativement en plaçant les électrodes soit sur le nerf moteur se trouvant en dehors du muscle, soit sur le point moteur, ont révélé certaines différences dans les réactions de ces deux éléments à des facteurs tels que : fatigue, répercussion des lésions du nerf du côté opposé, etc. (BOURGUIGNON et LAUGIER (1928), BOURGUIGNON et BENNATI (1931), BOURGUIGNON, (1931).

Des différences encore plus prononcées existent si on compare l'excitabilité du point moteur à celle des autres régions du muscle. BOURGUIGNON (1923, 1932) en déterminant la chronaxie du muscle chez l'homme au point moteur et par excitation longitudinale a constaté les résultats dissemblables que l'on peut obtenir dans ces différentes régions. Tandis que les mesures obtenues au cours de l'excitation du point moteur se caractérisent par une grande stabilité et une grande précision, celles que l'on obtient par l'excitation longitudinale peuvent, par contre, être très divergentes et inconstantes.

BOURGUIGNON (1923) indique en outre que pour trouver la chronaxie caractéristique du point moteur d'un muscle donné il faut préciser l'emplacement de ce point en recherchant les régions du muscle ayant le seuil d'excitation le plus bas avec les ondes brèves du courant. La zone du

point moteur a un diamètre plus réduit quand on fait les déterminations avec les courants brefs.

Au cours de l'examen électrique des muscles de l'homme, on a souvent l'occasion de constater toutes les difficultés de la détermination de la chronaxie dans les régions éloignées du point moteur.

Les valeurs obtenues dans ces régions s'écartent parfois considérablement de celles déterminées par l'excitation du point moteur et varient sur une échelle très étendue. Au cours des déterminations on observe tantôt des valeurs de l'ordre de celles obtenues par l'excitation du point moteur, tantôt des valeurs considérablement plus élevées. Le phénomène est surtout net sur des gros muscles, ce qui nous a incité à en choisir un, le biceps brachial de l'homme, comme objet d'étude. Ce muscle se prête bien à l'exploration grâce à sa surface considérable et à la peau fine qui le recouvre et permet d'exciter ses différentes régions avec des voltages relativement peu élevés. Nous avons effectué un grand nombre de mesures en l'explorant systématiquement (LAUGIER et NÉOUSSIKINE (1932).

Technique expérimentale.

a) DISPOSITIF EXPÉRIMENTAL.

Les mesures ont été prises avec le dispositif classique de décharge de condensateur, comprenant un shunt. Les valeurs de résistance du circuit ont été celles proposées par BOURGUIGNON pour la détermination de la chronaxie à travers la peau. Notamment : 4.000 ohms avant la dérivation, 11.00 ohms dans la branche du sujet, et 10.000 ohms en dérivation. La résistance réduite de ce circuit est d'environ 11.000 ohms. Le calcul indique qu'une capacité de 1 microfarad correspond à une durée efficace de la décharge de 4 millièmes de seconde.

La rhéobase a toujours été déterminée par la fermeture à la main du courant continu. Les électrodes en ar-

gent chloruré ont été appliquées en dispositif monopolaire : électrode indifférente, 9×13 cm. fixée sur la poitrine, électrode différenciée de 8 mm. de diamètre tenue à la main.

b) PRISE DE MESURES.

Après avoir précisé l'emplacement du point moteur, on divise le muscle en six champs, et on explore ces derniers systématiquement l'un après l'autre. Il est bien évident que l'étendue et la disposition de ces champs peuvent présenter des variations individuelles considérables suivant la taille de l'individu, l'état de développement de son biceps, la disposition des points moteurs, etc.

La figure 1 représente d'une façon schématique la disposition de ces champs.



1. Le point moteur.
2. Région voisine du point moteur.
3. Région au voisinage du tendon inférieur du muscle.
4. Région voisine de l'extrémité supérieure.
5. Région intermédiaire entre la région du point moteur et la partie inférieure du muscle.
6. Région intermédiaire entre la région du point moteur et la partie supérieure du muscle.

FIG. 1.

Dans chaque détermination on prend comme seuil la première contraction apparente pour la position donnée de l'électrode. Cette contraction a l'une des formes suivantes :

Contraction localisée sous l'électrode.

Contraction d'un faisceau musculaire partant de l'électrode.

Contraction d'un faisceau musculaire se trouvant à une certaine distance de l'électrode.

Soulèvement global du muscle.

Résultats.

Dans l'ensemble, 857 déterminations de ET2R (72 muscles de 59 sujets) furent effectuées. En envisageant la totalité des résultats obtenus on constate, que les chiffres

expérimentaux varient sur une échelle très étendue. Les limites extrêmes de ces valeurs se trouvent entre 0,008 et 2,4 microfarads (0,032-9,6 sigma) réunies par des valeurs intermédiaires.

A l'exclusion du point moteur où l'on ne trouve que les ET2R ne dépassant pas 0,04 microfarads (0,16 sigma), les valeurs les plus diverses peuvent s'obtenir dans n'importe quelle région du muscle.

La *précision des résultats numériques* n'est pas la même dans l'excitation du muscle au point moteur et en dehors de ce point. Au cours de l'étude des ET2R du point moteur l'on retrouve facilement plusieurs fois de suite des chiffres très proches les uns des autres, de façon à pouvoir considérer même des divergences à partir de 15-20 % comme des variations significatives, mais tel n'est plus le cas lorsqu'il s'agit des mesures prises en dehors de ce point. Dans ces dernières régions nous avons souvent constaté des divergences de 1 à 1,5 et même de 1 à 2 entre deux mesures successives, sans aucune raison apparente. Nous avons accepté ces limites comme étant celles de nos erreurs expérimentales, car les écarts entre les mesures obtenues sur des points différents pouvaient atteindre un ordre de grandeur de 1 à 100.

Dans certains cas les chiffres que l'on obtient sur le muscle en dehors du point moteur présentent un caractère d'inconstance et de variabilité particulièrement prononcé. On n'arrive pas à obtenir au cours de deux déterminations successives des valeurs semblables même si l'on garde la même position de l'électrode et si l'on retrouve le même aspect de la contraction liminaire. Dans d'autres cas, ces valeurs sont plus constantes et se rencontrent plusieurs fois de suite.

Malgré l'impression de chaos et de désordre que produit l'aspect général des résultats obtenus on voit ressortir certaines tendances systématiques en construisant les polygones de fréquence des chiffres recueillis.

Parmi les résultats obtenus certaines valeurs se retrouvent plus souvent que d'autres. Une *relation semble exister entre la fréquence avec laquelle apparaît telle ou telle valeur et la région du muscle étudiée.*

La fig. 2 représente la courbe de fréquence de la totalité des valeurs obtenues par l'excitation du muscle en dehors du point moteur. Sur cette courbe construite suivant une

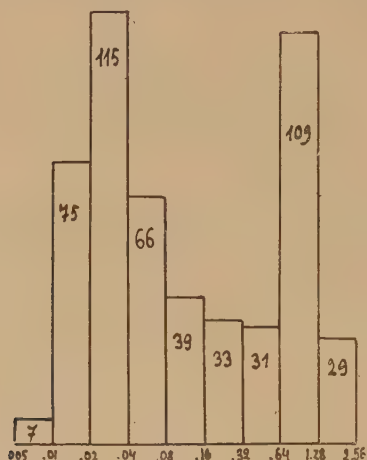


FIG. 2. — Toutes les mesures obtenues sur le muscle biceps de l'homme, en dehors du point moteur. En abscisse ET2R, en ordonnée fréquence.

échelle logarithmique, on constate la présence de deux sommets, l'un situé dans la région des petites valeurs (0,02-0,04 mf) (0,08-0,16 sigma) l'autre dans la région des

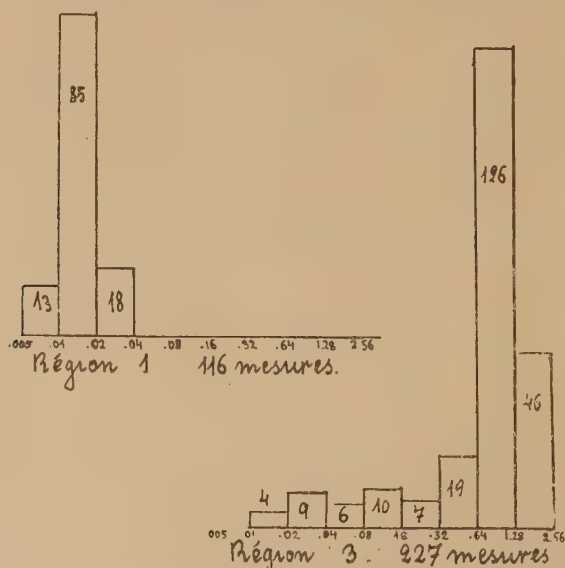


FIG. 3. — Biceps brachial de l'homme, en abscisse ET2R, en ordonnée fréquence.

valeurs considérablement plus élevées : 0,64-1,28 mf. (2,56-5,12 sigma). Cette courbe de fréquence est établie en supposant le même nombre de déterminations effectuées dans chaque région du muscle.

Lorsqu'on étudie l'allure des courbes de fréquence des valeurs obtenues dans les différentes régions du muscle, on voit que les valeurs de la région du point moteur d'une part et celles de l'extrémité inférieure du muscle, de l'autre, se groupent suivant une courbe à sommet unique. Ce sommet est situé pour le point moteur dans la région des petits ET2R (0,01-0,02 mf., 0,04-0,08 sigma) et pour l'extrémité inférieure du muscle dans la région des grandes valeurs, 0,64-1,28 mf. (2,56-5,12 sigma) (voir fig. 3).

Une courbe à deux sommets se trouve dans la région supérieure du muscle. La région intermédiaire entre le point moteur et la partie inférieure du muscle présente une distribution homogène des mesures (voir fig. 4-7).

Voici les résultats généraux de ce travail statistique :

Région étudiée	Nombre des mesures	Valeurs ET 2R moyennes en mf.	Valeurs extrêmes	Valeurs les plus fréquemment observées
1	116	0,015	0,008-0,04	0,01-0,02
2	125	0,036	0,009-0,70	0,02-0,04
3	227	0,964	0,012-2,1	0,64-1,28
4	110	0,513	0,02 - 2,4	0,04-0,08
5	166	0,207	0,009-1,6	Distribution homogène
6	113	0,105	0,009-1-1	

On pourrait peut-être attribuer les diversités des valeurs que l'on obtient au cours des déterminations faites sur le muscle biceps au fait qu'elles sont effectuées à travers la peau. L'interposition de la peau, des tissus sous-cutanés et des liquides intercellulaires entre l'électrode et le muscle excité peut créer des conditions d'excitation analogues à celles que l'on observe dans l'excitation avec des grandes électrodes : le muscle est excité à travers une substance conductrice, le phénomène alpha peut donc se développer. Comme ce phénomène est plus prononcé dans la détermination de l'excitabilité musculaire que dans celle de l'excitabilité nerveuse, il pourrait

expliquer les différences des valeurs obtenues par l'excitation longitudinale et du point moteur.

Afin d'élucider le rôle des téguments dans le phénomène observé nous avons effectué un certain nombre de

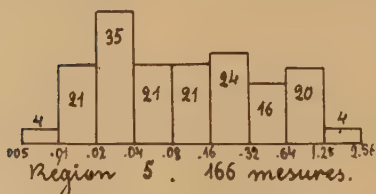
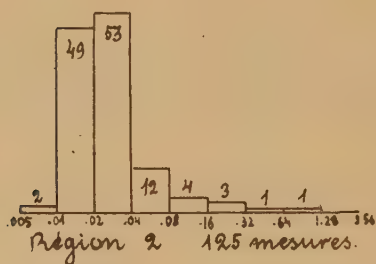
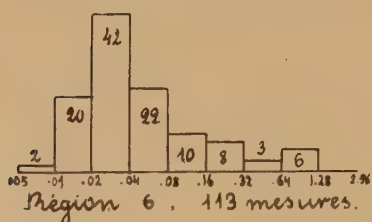
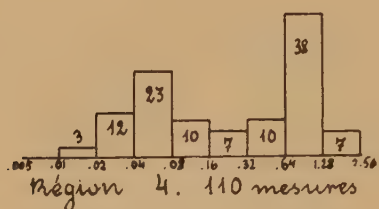


FIG. 4—7. — Muscle biceps de l'homme. En abscisse ET2R, en ordonnée fréquence.

mesures sur le muscle du chien, d'abord à travers la peau et ensuite sur le muscle dénudé (BONVALET et NÉOUSIKINE 1934).

MUSCLE DU CHIEN

Technique expérimentale.

L'étude a porté sur le biceps crural et le couturier de 10 chiens anesthésiés (morphine chloroforme).

La rhéobase (au courant constant) et la capacité limite correspondant à l'intensité double de la rhéobase, ont été déterminées dans les différentes régions de ces muscles, d'abord à travers la peau, ensuite après l'incision de celle-ci. Dans certains cas, pour pouvoir placer l'électrode sur le muscle dénudé, on a pratiqué des petites incisions dans la peau, permettant juste le passage de l'électrode. Dans d'autres expériences, le muscle a été dénudé sur une surface plus ou moins grande.

Les déterminations furent faites avec le dispositif de décharge des condensateurs, comprenant un shunt. Les résistances du circuit étaient constituées par les valeurs suivantes :

- a) 4.000 ohms avant la dérivation, 11.000 ohms dans la branche du sujet et 10.000 ohms en dérivation, ou
- b) 7.000 ohms avant la dérivation, 10.000 ohms dans la branche du sujet et 3.000 ohms en dérivation.

Le dispositif de shunt a été conservé aussi bien dans les déterminations faites à travers la peau que sur le muscle et le nerf dénudés. La source était constituée soit par 110 volts appliqués sur un potentiomètre constitué par une gouttière contenant une solution saturée de sulfate de zinc, soit par 20 volts fractionnés par le potentiomètre de L. LAPICQUE.

Les excitations furent portées en dispositif monopolaire : une plaque d'argent de 10 cmq., l'autre électrode, torsade de fil d'argent recouverte de coton, ayant un diamètre de 5 à 7 mm. La grande électrode était placée sur l'abdomen du chien, la petite électrode soit tenue à la main, soit placée sur un support. La rhéobase a toujours été déterminée avec le courant continu.

Résultats.

BOURGUIGNON (1922) a trouvé la même chronaxie à travers la peau et sur le point correspondant du muscle dénudé du lapin. Au cours de nos expériences les valeurs des ET2R déterminées d'abord à travers la peau et tout de suite après sur les régions correspondantes du muscle mis à nu, étaient tantôt très proches l'une de l'autre, tantôt très divergentes. Dans l'incertitude d'atteindre exactement sur le muscle dénudé le point du muscle ayant répondu à travers la peau, nous avons cru utile de ne pas trop insister sur la comparaison des valeurs ainsi obtenues. Nous avons préféré comparer statistiquement l'ensemble des mesures prises sur un même muscle, d'abord à travers la peau et ensuite après l'incision de celle-ci.

a) Comparaison des valeurs de ET2R déterminées à travers la peau et sur le muscle dénudé.

Les résultats obtenus montrent que les mesures effectuées à travers la peau sur les muscles du chien présentent une diversité de valeurs très analogue à celle que l'on observe sur le muscle de l'homme. Cette diversité de valeurs se retrouve également parmi les mesures prises sur le muscle dénudé du chien.

Les valeurs extrêmes des ET2R sont les mêmes dans les deux conditions de l'excitation. En effet le rapport des extrêmes est en moyenne de 1 à 64 dans l'excitation percutanée, et de 1 à 77 au cours de l'excitation du muscle mis à nu.

La forme des polygones de fréquence suivant laquelle se distribuent ces valeurs nous montre la présence de deux sommets, aussi bien dans le cas de l'excitation percutanée, que dans celui de l'excitation du muscle mis à nu. Dans ces deux conditions les sommets sont situés à peu près dans les mêmes régions (0,02-0,04 et 0,64-1,28 mf.) Il semble pourtant que le nombre des valeurs intermédiaires entre les sommets est plus considérable au cours de l'excitation percutanée. (voir fig. 9 et 8)

(Nous nous croyons autorisés à réunir toutes ces me-

sures sans tenir compte des variations possibles des chronaxies par phénomène de subordination (dans la narcose) et sans tenir compte des variations individuelles, car les différences de valeurs observées sur un même muscle peuvent être de l'ordre de 1 à 30 et même 1 à 150, tandis que les chronaxies de subordination observées n'ont varié tout au plus que de 1 à 4.)

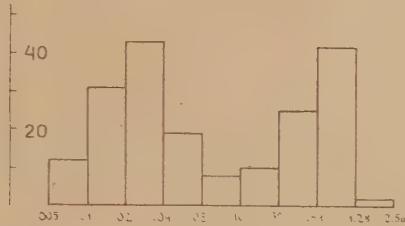


FIG. 8. — Cathode de 7 mm. de diamètre. Biceps crural du chien, muscle dénudé, 212 mesures. En abscisse ET2R en mf., en ordonnée fréquence.

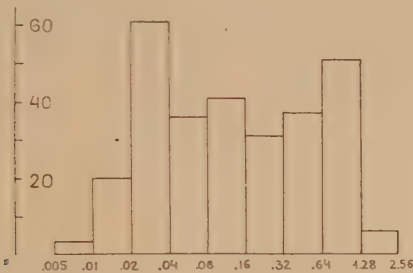


FIG. 9. — Cathode de 7 mm. de diamètre. Biceps crural du chien, à travers la peau. 291 mesures. En abscisse ET2R en mf. en ordonnée fréquence.

b) Distribution des valeurs de ET2R dans les différentes régions du muscle;

En étudiant la façon dont se distribuent ces diverses valeurs sur le muscle biceps de l'homme, nous avons remarqué que les petites se groupent dans les régions des points moteurs et au voisinage de ces régions, tandis que les grandes valeurs se rencontrent surtout près des extrémités, et en particulier, près de l'extrémité inférieure de ce muscle.

Dans le muscle couturier du chien, qui est comme le muscle biceps brachial de l'homme un muscle long, c'est

également vers l'extrémité inférieure de ce muscle que l'on trouve le plus souvent les valeurs élevées de ET2R. Par contre dans le muscle biceps crural du chien, les grandes valeurs des ET2R se retrouvent le plus souvent dans la région qui entoure le bord inférieur antéro-interne du muscle.

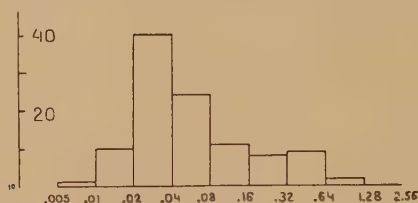


FIG. 10. — Cathode de 7 mm. de diamètre. Biceps crural du chien, région non nacrée du muscle (à travers la peau) 105 mesures. En abscisse ET2R en ordonnée fréquence.

Après avoir enlevé la peau, on a pu se rendre compte, que la zone où l'on trouve le plus souvent les grandes valeurs ET2R correspond généralement à l'endroit où la fibre musculaire avant de se transformer en tendon prend un aspect nacré.

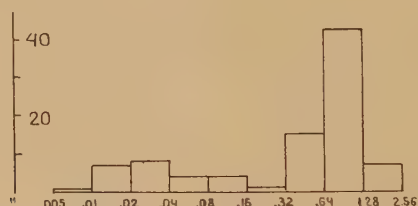


FIG. 11. — Cathode de 7 mm. de diamètre. Biceps crural du chien, région nacrée du muscle, à travers la peau. 89 mesures. En abscisse ET2R en mf. en ordonnée fréquence.

Le muscle couturier du chien est un muscle long, qui se transforme en tendon vers son extrémité inférieure. Par contre, le muscle biceps crural se transforme en aponévrose sur une large surface le long du bord antéro-inférieur de la cuisse.

Lorsque l'on construit une courbe de fréquence des valeurs obtenues par l'excitation de la région nacrée du muscle et une autre courbe de fréquence pour des valeurs déterminées dans les autres régions on met en évidence le fait suivant :

Les limites extrêmes des valeurs obtenues sont les

mêmes dans les différentes régions du muscle. Mais la valeur la plus fréquemment observée au cours de l'excitation de la région nacrée du muscle est nettement déplacée vers les ET2R plus élevées. Le sommet de la courbe de fréquence des valeurs déterminées dans la région na-

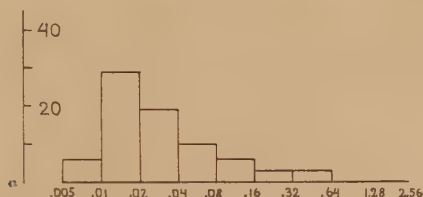


FIG. 12. — Cathode de 7 mm. Biceps crural du chien, région non nacrée du muscle dénudé. 76 mesures. En abscisses ET2R, en ordonnée fréquence.

crée du muscle se localise pour les ET2R entre 0,64-1,28 mf. (2,56-5,12 sigma.) Le sommet de la courbe de fréquence des valeurs obtenues par l'excitation des autres zones musculaires se place pour des ET2R entre 0,01-0,04 mf. (0,04-0,16 sigma.) Les fig 10 à 13 mettent en évidence ce phénomène dans l'excitation percutannée et dans celle du muscle mis à nu. On peut peut-être rapprocher

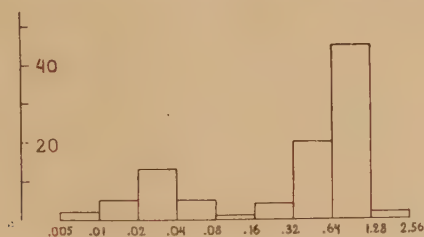


FIG. 13. — Cathode de 7 mm. Biceps crural du chien, région nacrée du muscle dénudé, 97 mesures. En abscisse ET2R, en ordonnée fréquence.

ces résultats de ceux de MOORE et BRUCKE (1931) qui ont observé une valeur élevée de la constante de temps dans l'excitation des extrémités des fibres rétrolinguales de la grenouille.

Les limites extrêmes des valeurs obtenues sont les mêmes pour les différentes régions du muscle, on ne peut donc pas rattacher de façon absolue telle ou telle valeur de l'ET2R à la structure de la fibre musculaire.

INFLUENCE DE LA POSITION DE L'ANODE SUR DES VALEURS DES ET2R DETERMINEES DANS LES DIFFERENTES REGIONS DU MUSCLE BICEPS DE L'HOMME

On pouvait se demander, si les valeurs élevées des ET2R que l'on trouve au cours de l'excitation directe du muscle, ne doivent pas être attribuées au fait que l'excitation se localise à une certaine distance de l'électrode KLINKE (1931). L'excitation s'effectuerait ainsi à travers la masse musculaire plus ou moins épaisse, cette masse en s'interposant entre l'électrode et le point excité se comporterait comme une large électrode et serait susceptible de produire l'effet alpha.

Une hypothèse semblable fut exprimée récemment par BÜSSOW. En étudiant sur le muscle de l'homme des régions situées à côté du point moteur, cet auteur a obtenu des lois d'excitation complexes. La détermination par extrapolation des valeurs de chronaxie pour les différents fragments des lois a donné à BÜSSOW (1933) pour un même muscle plusieurs valeurs des constantes de temps, dont certaines sont considérablement plus grandes que certaines autres. La présence des valeurs élevées est attribuée par cet auteur à l'interposition des tissus conducteurs entre le point excité et l'électrode, donc au phénomène alpha. Ces valeurs élevées ont été surtout accusées chez des personnes dont le muscle était recouvert par une couche épaisse de tissu adipeux. Elles ont été retrouvées également lorsque l'auteur interposait entre l'électrode excitatrice et le muscle une couche de coton de 2 cm. d'épaisseur.

Pour voir si les valeurs élevées des ET2R que l'on obtient au cours de l'excitation du muscle peuvent être rattachées à la localisation de l'excitation par rapport à l'électrode, nous avons effectué un certain nombre de mesures pour la même position de la cathode, en modifiant celle de l'anode.

Dans le cas où l'excitation se localiserait dans les en-

droits éloignés de la cathode instrumentale, les modifications de la position de l'anode pourraient se traduire par la modification des ET2R obtenus. Les différences des valeurs déterminées pour une même position de la cathode devraient surtout être prononcées dans ce cas, lorsque l'on compare les valeurs obtenues en plaçant l'anode soit à l'autre bout du muscle, soit sur la surface opposée du bras. On pourrait s'attendre à trouver des différences entre les déterminations faites dans ces conditions, car comme l'ont montré les expériences de BOUMAN (1929) la résistance du muscle aux courants de durées différentes n'est pas la même suivant le sens dans lequel ces courants traversent le muscle. Cet auteur a montré que la résistance du muscle aux courants longitudinaux est bien plus faible pour les courants brefs que pour les courants de longue durée. Par contre, pour les courants passant dans le sens transversal la résistance du muscle est la même aux courants de courte et de longue durée.

Technique expérimentale.

Les mesures ont été prises dans les différentes régions du muscle biceps de l'homme, les électrodes étant placées dans les positions suivantes :

Dans le dispositif monopolaire pour une même position de la cathode la grande électrode est placée soit sur la poitrine (courant longitudinal) soit sur la région postérieure du bras en face de la cathode (courant transversal).

Dans le dispositif bipolaire pour une même position de la cathode la petite électrode de même dimension formant anode est placée soit sur l'une des extrémités du muscle (courant longitudinal) soit sur la région postérieure du bras en face de la cathode (courant transversal).

Résultats.

ET2R.

L'étude a porté sur 44 muscles (27 sujets différents). Les résultats expérimentaux montrent que la position de

l'anode n'influence pas de la même façon les valeurs des ET2R déterminées dans les différentes régions du muscle. En effet, tandis que les mesures prises dans la région du point moteur, d'une part, et dans la région voisine du tendon inférieur, d'autre part, présentent une grande stabilité et une grande indépendance de la position de l'anode; il n'en est plus de même lorsqu'il s'agit des mesures prises dans les autres régions du muscle. En particulier, c'est dans la région intermédiaire entre le point moteur et le tendon inférieur, que les mesures sont le plus instables.

Sur 18 expériences faites au point moteur, ainsi que sur 21 expériences faites dans la région du tendon inférieur du muscle, les écarts des valeurs trouvées pour les différentes positions de l'anode ne dépassent pas 1 à 2 (sauf 1 fois, où l'écart a été de 1 à 3).

Dans la région intermédiaire entre le point moteur et la région du tendon inférieur ces écarts sont plus prononcés (de 1 à 30) et plus fréquents. Ces écarts ont été observés dans 6 expériences sur 12. (Notons en même temps, que c'est précisément dans cette région que l'on constate le plus souvent la variabilité de valeurs obtenues au cours d'une même série de déterminations).

Il semble ressortir de ces résultats que la localisation de l'excitation à une certaine distance de l'électrode peut s'observer le plus souvent lorsque la cathode est placée dans une région assez proche du point moteur, car, comme nous l'avons dit, c'est ici que la position de l'anode exerce la plus grande influence sur les valeurs trouvées. Par contre, quand on excite la région du muscle éloignée de ce point, l'indépendance des mesures de la position de l'anode qu'on observe ici, indique plutôt que l'excitation se localise en proximité de l'électrode. On ne doit donc pas attribuer les valeurs élevées des ET2R que l'on détermine dans ces régions éloignées du point moteur, à une excitation à distance.

RHÉOBASES.

La comparaison des valeurs rhéobasiques est plus difficile à faire, ces mesures étant moins constantes et plus influençables par les diverses conditions expérimentales, que les valeurs des ET2R. Nous n'avons pu utiliser pour

cette comparaison que les résultats obtenus sur 14 sujets, où l'on avait déterminé les seuils rhéobasiques en évitant le passage des courants trop intenses et des excitations trop rapprochées les unes des autres.

En comparant les rhéobases déterminées avec les mêmes électrodes placées tantôt de façon à laisser passer le courant le long du muscle, tantôt en le faisant passer dans le sens transversal, nous n'avons pas trouvé de différences systématiques nettes entre ces positions. Le plus souvent on trouve à peu près les mêmes valeurs dans les deux conditions expérimentales. Parfois, et ceci le plus souvent, au cours de l'excitation de la région près du tendon inférieur du muscle, le seuil rhéobasique est légèrement plus bas dans le cas du courant transversal. Parfois, par contre (et ceci s'observe le plus souvent au cours de l'excitation du point moteur), le seuil rhéobasique est légèrement supérieur dans le cas du courant transversal.

De toutes façons, ces différences sont assez peu prononcées.

INFLUENCE DE LA DIMENSION DES ELECTRODES SUR LA REPARTITION DES ET2R

Toutes les déterminations dont les résultats sont exposés dans les précédentes lignes ont été effectuées avec l'électrode active, ayant toujours une même dimension, 5-7 mm. de diamètre pour le chien, 8 mm. de diamètre pour l'homme.

La courbe de fréquence des résultats obtenus au cours de l'excitation du muscle présente, comme nous l'avons déjà indiqué, 2 sommets, l'un situé dans la région des valeurs égales à celles déterminées par l'excitation du nerf, l'autre dans la région des valeurs considérablement plus élevées (Voir fig. 2, 9, 10).

En reprenant les mesures sur le muscle dénudé du chien avec des électrodes stigmatiques (en fil d'argent) nous nous sommes aperçus que les valeurs très élevées ainsi que les petites valeurs semblaient se rencontrer

moins souvent qu'avec des électrodes de 8 mm. Par contre, les valeurs intermédiaires qui étaient, plutôt rares au cours de l'excitation avec des électrodes de 8 mm. devenaient fréquentes avec les électrodes stigmatiques. Nous nous sommes demandé si la différence des résultats n'était pas en relation avec la dimension de l'électrode utilisée, et nous avons comparé les résultats des déterminations effectuées avec des électrodes de dimensions différentes.

Nos expériences ont été effectuées sur le muscle du chien d'une part, et sur le muscle biceps brachial de l'homme d'autre part.

Nous exposerons maintenant les résultats expérimentaux obtenus au cours de l'étude du muscle du chien.

Excitation du muscle de chien avec des électrodes de dimensions différentes.

TECHNIQUE EXPÉRIMENTALE.

Ces expériences ont été effectuées sur les muscles de 11 chiens en utilisant le même circuit électrique que dans les expériences précédentes.

Au cours de ces expériences on a déterminé la rhéobase et la capacité liminaire pour l'intensité double de la rhéobase, l'électrode active de dimension variable étant placée sur les différentes régions du muscle mis à nu.

Les électrodes suivantes, en argent chloruré, ont été utilisées :

- 1) Des électrodes stigmatiques en fil d'argent effilé;
- 2) Des électrodes capillaires de Lapicque-d'Arsonval munies d'ajutages calibrés, les diamètres variant de 0 mm. 5 à 2 mm.

- 3) Une électrode constituée par une torsade de fil d'argent entourée de coton imbibé d'une solution physiologique. Le diamètre de cette électrode étant de 5-7 mm.

Les excitations ont été portées en dispositif soit unipolaire, l'électrode indifférente étant constituée par une plaque d'argent de 10 cmq., soit bipolaire, deux électrodes

de même dimension étant appliquées sur le muscle en 2 points distants de 1 à 3 cm.

Dans la majorité des cas les électrodes étaient simplement mises au contact de la surface musculaire. Dans certaines expériences elles étaient piquées dans le muscle ou placées à l'intérieur d'une incision de la masse musculaire.

Au cours de ces expériences, le muscle a été dénudé sur une surface plus ou moins grande. Dans certains cas la plaie fut entourée de coton humide pour la préserver de la dessiccation, dans d'autres cas, le chien a été placé dans une cage maintenue à 32-38 degrés et saturée de vapeurs d'eau.

A la fin de certaines expériences on déterminait la rhéobase et la chronaxie en plaçant le filet nerveux moteur du muscle sur l'électrode en fil d'argent.

RÉSULTATS :

L'exploration du muscle avec des électrodes de dimensions diverses a montré qu'avec chacune de ces électrodes on pouvait trouver des valeurs de l'ET2R situées à peu près entre les mêmes limites extrêmes; c'est-à-dire entre 0,01 et 1,28 mf. (0,04 et 5,12 sigma). Ces diverses valeurs ont été déterminées aussi bien avec les électrodes placées sur le muscle intact que lorsque les électrodes étaient piquées dans la masse musculaire. La fréquence avec laquelle se retrouve telle ou telle autre valeur semble être en relation avec la dimension de la cathode.

En effet, les polygones de fréquence de mesures obtenues avec des électrodes stigmatiques, et avec l'électrode de 5-7 mm., ont un aspect très différent l'un de l'autre.

Dans les cas où les mesures ont été prises avec des électrodes stigmatiques le polygone de fréquence présente un sommet pour des valeurs comprises entre 0,16-0,32 mf. (0,64 et 1,28 sigma). Les valeurs entre 0,005-0,04 mf. (0,02 et 0,16 sigma) se trouvent assez rarement (voir fig. 14).

Dans les cas où les mesures ont été prises avec l'électrode active de 5-7 mm. de diamètre, le polygone de fré-

quence présente deux sommets, dont l'un se localise pour des petites valeurs autour de 0,01-0,04 mf. (0,04-0,16 sigma), et l'autre pour des valeurs entre 0,32-1,28 mf. (1,28-5,12 sigma). Les valeurs entre 0,08-0,16 mf. (0,32-0,64 sigma), qui ont donné le sommet avec des électrodes sigmatiques, se retrouvent rarement avec la grande électrode (voir fig. 8, p. 33).

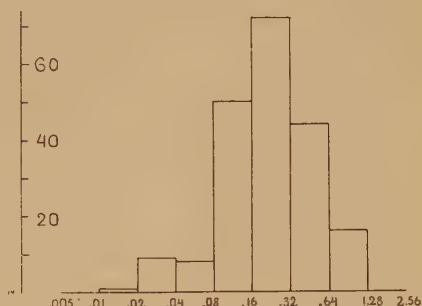


FIG. 14. — Electrodes stigmatiques. Biceps crural du chien. 203 mesures obtenues sur toute la surface du *muscle dénudé*. (La courbe est établie en partant du même nombre de mesures dans chaque région du muscle). En abscisse ET2R, en ordonnée fréquence.

Voici le résumé d'ensemble de ces résultats :

	Pourcentage de mesures de l'ordre de grandeur :		
	0,02-0,32	0,33-1,28	1,28-5,12 sigma
Electrode de 5-7 mm. .	59 %	9 %	32 %
Electrode sigmatique .	10 %	67 %	22 %

(Pour cette étude statistique nous n'avons utilisé que des valeurs obtenues en plaçant les électrodes sur le muscle dénudé, sans les piquer).

En comparant les valeurs obtenues avec ces différentes électrodes placées tantôt dans la région nacrée du muscle, tantôt en dehors de cette région, nous trouvons les résultats suivants :

Avec l'électrode de 5-7 mm., on trouve dans la région nacrée du muscle une prédominance des valeurs entre 0,64-1,28 mf. (2,56-5,12 sigma) et dans les autres régions du muscle une prédominance des valeurs entre 0,01-0,04 mf. (0,04-0,16 sigma). Voir fig. 12-13, p. 35.

Avec les électrodes stigmatiques on trouve dans la région nacrée du muscle une prédominance de valeurs entre 0,16-0,64 mf. (0,64-2,56 sigma); et en dehors de la région nacrée, une prédominance de valeurs entre 0,08-0,32 mf. (0,32-1,28 sigma) (fig. 15, 16).

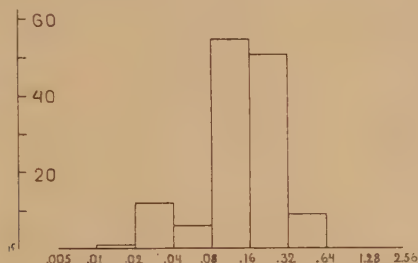


FIG. 15. — Electrodes stigmatiques. Biceps crural du chien, région non nacrée du muscle. *Muscle dénudé*. 134 mesures. En abscisse ET2R en mf. en ordonnée fréquence.

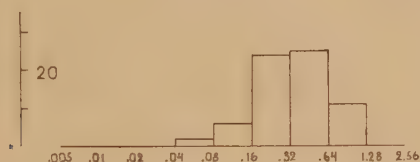


FIG. 16. — Electrodes stigmatiques. Biceps crural du chien, région nacrée du muscle. *Muscle dénudé*. 68 mesures. En abscisse ET2R en mf. en ordonnée fréquence.

Comparaison des ET 2R obtenus à l'excitation directe et à l'excitation indirecte du même muscle.

En excitant le muscle par son nerf moteur on obtient des ET 2R entre 0,01 et 0,04 mf. (0,04-0,16 sigma). Nous voyons que ces dernières valeurs s'observent surtout lorsqu'on utilise une cathode de 5-7 mm. Ci-dessous sont représentés les chiffres extrêmes obtenus au cours des excitations directe et indirecte d'un même muscle avec les électrodes stigmatiques. Les expériences ont été faites sur les muscles biceps et couturier du chien. Parmi les résultats donnés par l'excitation directe du muscle on n'a tenu compte ici que de ceux obtenus sur la région non nacrée du muscle.

Valeurs des ET2R en sigma déterminées par l'excitation avec les électrodes stigmatiques

	du nerf	du muscle
16-6-33	0,08 - 0,10	0,08-1,0
20-6-33	0,068	0,44
27-6-33	0,12	0,8
11-7-33	0,036	0,2-0,56
12-7-33	0,076-0,084	0,88-1,6
12-7-33	0,156	0,36-0,72
18-7-33	0,104	0,48
20-12-33	0,068	0,80

On voit que les ET2R déterminés dans ces conditions sur le muscle peuvent avoir une valeur qui est de 1 à 40 fois celle déterminée par l'excitation du nerf moteur correspondant.

Les résultats suivants indiquent les fréquences avec lesquelles s'observent ces différentes mesures. Ces dernières sont données non pas d'après leur valeur absolue, mais d'après le rapport qu'elles présentent avec les mesures prises sur le nerf.

Rapport	ET2R du muscle	Nombre de mesures	
	ET2R du nerf	Région non nacrée du muscle	Région nacrée du muscle
	1 à 2	11	
	2 à 4	18	4
	5 à 6	34	2
	7 à 8	37	8
	9 à 10	24	5
	11 à 12	4	6
	13 à 14	9	9
	15 à 16	7	2
	17 à 18	4	1
	19 à 20	1	5
	20-25	3	13
	26-30	1	11
	31-35	1	2
	Au-dessus de 36	1	8

(Ces résultats sont obtenus sur le biceps et le couturier

du chien, ou les ET2R du nerf et du muscle ont été déterminés au cours d'une même expérience).

Ces chiffres montrent la fréquence relativement grande avec laquelle on trouve à l'excitation directe du muscle par les électrodes stigmatiques les ET2R ayant une valeur 5 à 8 fois plus élevée que celle de l'ET2R du nerf moteur correspondant.

Relation avec l'état de la fibre musculaire.

Lorsque la stimulation est portée par des électrodes stigmatiques on pourrait supposer qu'à cause de la grande densité du courant on atteint les fibres musculaires superficielles se trouvant à proximité de l'électrode. Ces fibres superficielles pouvaient, malgré nos précautions, s'abîmer par dessiccation ou refroidissement. Les valeurs élevées des mesures s'expliqueraient donc par l'état anormal des fibres.

Mais, si tel était le cas, nous aurions dû trouver des valeurs qui augmentent continuellement au cours des mesures. Or :

1) nous n'avons jamais observé des valeurs systématiquement plus élevées à la fin de l'expérience qu'au début;

2) l'étude d'un même point pendant une dizaine de minutes a montré que la mesure garde toujours à peu près la même valeur (les variations ne dépassent pas la proportion du simple au double).

Voici quelques chiffres expérimentaux pour illustrer le phénomène :

Expérience du 23-VI-33. Muscle biceps du chien, dénudé. Electrode fil d'Ag. légèrement piquée dans le muscle. Cette électrode est maintenue par un support.

Heures	Rhéobase (unité arbitr.)	Capacité en milliè- me de microfarads
16 h. 14'	9	340
17'	9	400
19'	12	500

Léger déplacement de l'électrode.

21'	13	270
22'	14	240
24'	13	300

L'ET2R déterminé sur le même muscle avec l'électrode de 5 mm. est 35 millièmes de mf.

Expérience du 27-VI-33. Electorde fil d'Ag, placée dans l'incision du muscle;

Heures	Rhéobase	Capacité liminaire pour l'intensité de 2 rhéobases
0'	25	200
1'	26	100
2'	22	120
3'	21	200
5'	24	140
7'	24	110
8'	25	120

Par l'excitation du nerf on trouve l'ET2R égal à 30 millièmes de microfarads.

Si réellement les valeurs élevées sont dues au refroidissement et à la dessication du muscle, vraisemblablement, en l'abîmant davantage, l'on devrait obtenir des valeurs encore plus élevées. Or, nous avons essayé de réaliser ces conditions en appliquant de l'alcool à 90° sur la surface du muscle située sous l'électrode. Des mesures ont été prises sur les muscles intacts, puis après l'application de l'alcool. Dans ce dernier cas, contre notre attente, nous avons observé qu'en une à deux minutes les valeurs tombaient systématiquement au niveau des ET2R déterminée par l'excitation du nerf. En même temps, on observait une forte augmentation de la rhéobase et un changement d'aspect de la contraction. Avant l'application de l'alcool cette contraction était localisée en quelques fibres se trouvant sous l'électrode. Après l'application elle devenait plus globale.

Voici les chiffres de l'expérience du 18-VI-33.

Muscle biceps gauche du chien. Electrode Lapicque-d'Arsonval.

0,5 mm. de diamètre	Dispositif monopolaire Rhéobase (unités arbitr.)	Capacités liminaires en mmf.
Muscle dénudé	21	220
Après application d'alcool	58	27
Nerf	6	24

Il semble donc bien que les valeurs élevées que l'on obtient au cours de l'excitation du muscle dénudé du chien avec des électrodes stigmatiques ne doivent pas être attribuées à l'état anormal de ces fibres.

Excitation du muscle biceps brachial de l'homme avec des électrodes de dimensions différentes.

Dans les expériences faites sur le chien nous avons déterminé l'excitabilité des différentes régions du muscle en utilisant des électrodes dont la dimension a varié entre quelques dixièmes de millimètres et 7 mm. de diamètre. Au cours de nos expériences sur le muscle biceps brachial de l'homme nous nous sommes servis d'électrodes plus grandes.

TECHNIQUE EXPÉRIMENTALE.

Les déterminations ont été faites sur le muscle biceps de l'homme en dispositif monopolaire. L'électrode indifférente fixée sur la poitrine, l'électrode différenciée tenue à la main, ou attachée au bras. Comme électrode différenciée, 4 types de diamètre ont été employés :

- 1) Electrode de 2-3 mm.
- 2) Electrode de 10 à 11 mm.
- 3) Electrode de 25 mm.
- 4) Plaque de 55 × 35 mm.

RÉSULTATS :

419 déterminations ont été effectuées :

En comparant les résultats obtenus avec ces diverses électrodes nous constatons que la dimension de l'électrode exerce une influence aussi bien sur les valeurs des rhéobases que sur celles des ET2R. En ce qui concerne ces dernières, l'influence se traduit surtout sur la forme de la courbe de fréquence, les limites extrêmes des valeurs étant à peu près les mêmes dans les différentes conditions.

a) Influence de la dimension des électrodes sur la distribution des ET2R.

Lorsque les excitations sont portées par l'électrode de 2-3 mm. les mesures obtenues sur tout le muscle, forment un polygone de fréquence à deux sommets, l'un de ces sommets étant situé parmi les valeurs entre 0,01-0,02, l'autre entre 0,64-1,28 mf. (Voir fig. 17.) En augmentant la dimension de la cathode on voit la différenciation de ces deux sommets devenir moins prononcée. (Voir fig. 20, 23). Le polygone de fréquence des mesures obtenues avec l'électrode de 55×35 mm. n'a plus qu'un seul sommet situé parmi les valeurs 0.04-0.08 mf. (Fig. 26) Ce fait ressort du tableau suivant, ou se trouve indiqué le nombre de différentes valeurs des ET2R obtenus dans l'excitation du biceps avec chacune des cathodes utilisées.

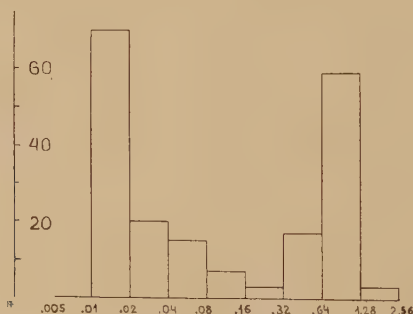


FIG. 17. — Cathode de 2-3 mm. de diamètre. Toutes les mesures obtenues sur le muscle biceps de l'homme (en partant du même nombre de mesures dans chaque région du muscle). En abscisse ET2R en mf., en ordonnée fréquence.

Ces résultats sont établis en supposant le même nombre de déterminations effectuées sur chaque région musculaire.

Nombre de mesures pour les ET 2R de :

0,005	0,011	0,021	0,041	0,081	0,161	0,32	0,641	1,28
à	à	à	à	à	à	à	à	à
0,01	0,02	0,04	0,08	0,16	0,32	0,64	1,28	2,56

électrodes		(Microfarad)							
2-3 mm. .		70	20	15	7	3	22	59	3
10-11 mm..	8	60	45	16	5	7	7	47	5
25 mm. ...		63	74	23	8	12	8	11	1
55×35 mm.		7	60	89	30	11	2	1	

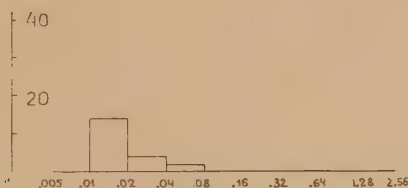


FIG. 18. — Cathode de 2-3 mm. de diamètre. Biceps brachial de l'homme, région du point moteur. 20 mesures. En abscisse ET2R en mf., en ordonnée fréquence.

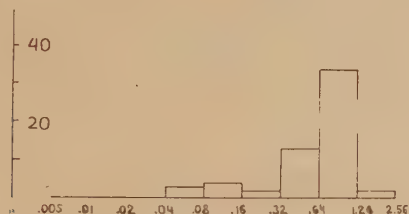


FIG. 19. — Cathode de 2-3 mm. de diamètre. Mesures obtenues sur le biceps brachial de l'homme, en dehors du point moteur. 58 mesures. En abscisse ET2R en mf., en ordonnée fréquence.

En comparant les mesures obtenues par l'excitation du muscle au point moteur et en dehors de cette région, nous voyons que l'effet produit par l'utilisation des électrodes de dimensions différentes sur la forme de la courbe de fréquence n'est pas la même dans ces deux régions.

Régions en dehors du point moteur.

Dans les régions du muscle qui se trouvent en dehors du point moteur, les ET2R dont les valeurs sont petites, c'est-à-dire celles qui se rapprochent des ET2R obtenues par l'excitation du point moteur (0,01-0,04 mf.) s'obtiennent surtout lorsque l'excitation est portée par des électrodes de dimensions assez grandes. Par contre, les valeurs élevées, supérieures à 0,64 mf. apparaissent le plus souvent lorsque l'on se sert des électrodes de dimension réduite.

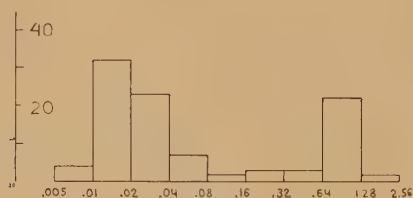


FIG. 20. — Cathode de 11 mm. Toutes les mesures obtenues sur le muscle biceps brachial de l'homme (en partant du même nombre de mesures obtenues dans chaque région du muscle). En abscisse ET2R en mf., en ordonnée fréquence.

Avec les électrodes de 2-3 mm. de diamètre, sur 58 mesures, 36 (ce qui constitue 62 %) ont des valeurs supérieures à 0,64 mf. Parmi ces mesures on n'en trouve pas une inférieure à 0,04 mf. (voir fig. 19).

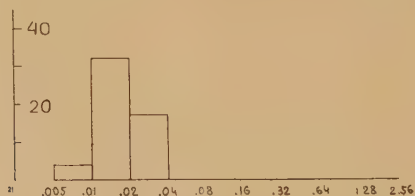


FIG. 21. — Cathode de 11 mm, Biceps brachial de l'homme, région du point moteur, 53 mesures. En abscisse ET2R en mf., en ordonnée fréquence.

Avec les électrodes de 10-11 mm. de diamètre sur 44 mesures, 24 (55 %) ont des valeurs supérieures à 0,64 mf. et 6 (14 %) des valeurs inférieures à 0,04 mf. (Voir fig. 22)

Parmi les 75 mesures prises avec l'électrode de 25 mm.

9 mesures (12 %) ont des valeurs supérieures à 0,64 mf. et 28 (37 %) des valeurs inférieures à 0,04 mf. (Voir fig. 25)

Point moteur.

Lorsqu'on étudie la distribution des valeurs déterminées avec les différentes électrodes sur le point moteur, on voit le sommet de la courbe de fréquence rester dans la même région tant que l'excitation est portée par des

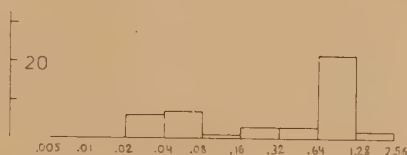


Fig. 22. — Cathode de 11 mm. 44 mesures obtenues sur le muscle biceps de l'homme en dehors du point moteur. En abscisse ET2R en mf., en ordonnée fréquence.

électrodes variant de 2 à 25 mm. de diamètre. (Voir fig. 18, 21, 24) Ce sommet se trouve déplacé vers des valeurs un peu plus élevées quand on excite avec une très grande électrode (55 × 35 mm.) fig. 27. Le tableau suivant résume les résultats obtenus au cours de l'excitation du point moteur avec les différents électrodes.

Grandeur des électrodes	Nombre de mesures (en %) déterminées pour l'ET 2R de :				
	0,005	0,011	0,021	0,041	0,081
	à	à	à	à	à
	0,01	0,02	0,04	0,08	0,16
	(Microfarads)				
2-3 mm.		70	20	10	
10-11 mm.	8	60	32		
25 mm.		58	42		
25 × 35 mm.		7	42	45	6

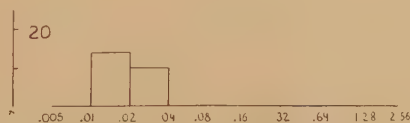


Fig. 24. — Cathode de 25 mm. Biceps brachial de l'homme, région du point moteur, 24 mesures. En abscisse ET2R, en ordonnée fréquence.

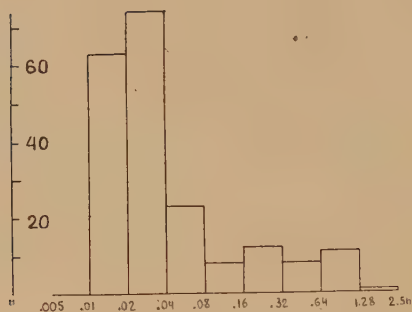


FIG. 23. — Cathode de 25 mm. de diamètre. Toutes les mesures obtenues sur le muscle biceps brachial de l'homme (en partant du même nombre de mesure dans chaque région du muscle). En abscisse ET2R, en ordonnée fréquence.

Une forme particulière de la courbe de fréquence a été observée dans les cas où l'excitation avait été portée par l'électrode de 55×35 mm. Cette courbe de fréquence ne présente qu'un seul sommet, localisé aussi bien dans l'excitation du point moteur que dans l'excitation des autres régions du muscle dans les valeurs intermédiaires de mesures. (Voir fig. 26, 27, 28)

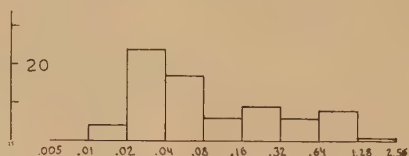


FIG. 25. — Cathode de 25 mm. 7,5 mesures, obtenues sur le muscle biceps de l'homme en dehors du point moteur. En abscisse ET2R en mf., en ordonnée fréquence.

b) Influence de la dimension des électrodes sur les rhéobases.

Il est évident que les modifications de la dimension de la cathode doivent modifier les valeurs rhéobasiques. L'influence de cette dimension ne se produit pas de la même façon sur les rhéobases déterminées au point moteur et sur celles déterminées dans les autres régions du muscle.

Dans les déterminations effectuées sur le muscle en dehors du point moteur les rhéobases les plus basses se trouvent généralement avec les électrodes les plus petites.

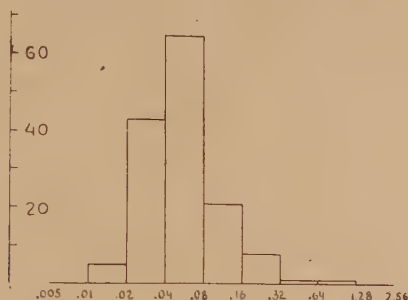


FIG. 26. — Cathode 35 sur 55 mm. Toutes les mesures obtenues sur le muscle biceps brachial de l'homme (en partant du même nombre de mesures dans chaque région musculaire). En abscisse ET2R, en ordonnée fréquence.

Dans les déterminations effectuées sur le point moteur du muscle, quand on passe de l'électrode de 55×35 mm. à des électrodes de 25 et de 10 mm. de diamètre, on voit également diminuer la valeur de la rhéobase. Mais lorsqu'on arrive à l'électrode de 2 mm. de diamètre on assiste souvent à une brusque augmentation du seuil, si, comme l'exige la technique préconisée par BOURGUIGNON, l'on désigne sous le nom de point moteur l'endroit du muscle ayant le seuil le plus bas non seulement pour des courants prolongés mais également pour des ondes brèves.

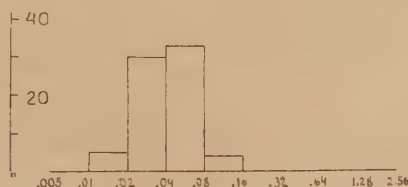


FIG. 27. — Cathode 35 sur 55 mm. Biceps brachial de l'homme, région du point moteur, 72 mesures. En abscisse ET2R, en ordonnée fréquence.

On peut trouver au cours de l'excitation du muscle des endroits dont la rhéobase est inférieure à celle du point moteur. Ces endroits ne correspondent pourtant

pas au point moteur, car leur seuil est plus élevé que celui de ce dernier pour les courants de courte durée et les capacités liminaires correspondant aux rhéobases déterminées dans de tels points sont généralement très élevées.

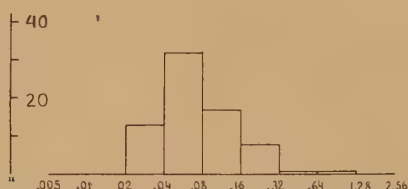


FIG. 28. — Cathode 35 sur 55 mm., 72 mesures obtenues sur le muscle biceps de l'homme en dehors du point moteur. En abscisse ET2R en mf., en ordonnée fréquence.

Nous indiquons ci-dessous le nombre de cas où la rhéobase obtenue par l'excitation directe du muscle était inférieure, égale ou supérieure à celle du point moteur.

Rapport de	Rhéobase du point excité	électrodes de diamètre.			
	Rhéobase du point moteur	2-3 mm.	11 mm.	25 mm.	55×35 mm.
Inférieur à 1		14		1	1
De 1 à 1,5		13	4	1	38
De 1,6 à 2		10	9	9	26
De 2,1 à 2,5		2	10	9	3
De 2,6 à 3		1	4	6	2
De 3,1 à 3,5				5	
De 3,6 à 4			1	2	
De 4,1 à 4,5				2	

Les résultats expérimentaux montrent que c'est avec l'électrode de 2-3 mm. que l'on trouve le plus souvent en dehors du point moteur des rhéobases aussi faibles qu'au point moteur.

Comme on voit d'après les chiffres, avec les électrodes de 55 × 35 mm. la rhéobase prise en dehors du point moteur a une valeur très proche de celle du point moteur. Dans l'interprétation de ces résultats, il ne faut pas oublier que, dans ce cas, les seuils étant très élevés, on ne peut exciter que les points qui répondent au voltage disponible. L'uniformité des seuils obtenue dans ces conditions est créée au moins en partie artificiellement par la limitation du voltage.

Discussion des résultats obtenus avec des électrodes de dimensions différentes.

Nous voyons donc qu'avec toutes les électrodes utilisées on peut, au cours de l'excitation du muscle, trouver les valeurs ET2R les plus diverses. Il semble cependant que, suivant la dimension de la cathode, certaines valeurs se retrouvent plus souvent que certaines autres.

Voici un résumé rapide des résultats obtenus :

Sur le muscle biceps dénudé du chien, lorsque l'électrode différenciée a 5-7 mm. de diamètre, on voit la prédominance de deux groupes de mesures, l'un situé entre 0,01-0,04 mf., l'autre entre 0,32-1,28 mf. Sur le même muscle, en utilisant des électrodes stigmatiques, on trouve moins de mesures inférieures à 0,04 mf. et moins de mesures supérieures à 0,64 mf. Avec les électrodes stigmatiques on voit ainsi augmenter la proportion relative des valeurs intermédiaires.

En comparant les courbes de fréquence de valeurs déterminées par les différentes électrodes sur le muscle biceps de l'homme, dans les régions de ce muscles situées en dehors du point moteur, on observe les résultats suivants :

Les petits ET2R semblables à ceux déterminés par l'excitation du point moteur se retrouvent moins souvent avec des électrodes de 2-3 mm. de diamètre, qu'avec des électrodes plus grandes. Par contre, les grands ET2R se trouvent plus souvent avec les petites qu'avec les grandes électrodes.

En excitant le muscle biceps de l'homme avec une grande électrode (35×55 mm.) nous avons vu diminuer aussi bien le nombre relatif des petites valeurs, égales à celles déterminées par l'excitation du nerf, que celui des valeurs plus grandes. Avec cette grande électrode les valeurs les plus fréquentes se sont situées entre 0,02-0,16 mf. (celle du point moteur avec les autres électrodes entre 0,01-0,02 mf.) Remarquons ici que c'est la seule électrode pour laquelle la distribution des valeurs est la

même au point moteur et dans les autres régions du muscle.

Dans l'interprétation de ces résultats il est important de ne pas oublier qu'il ne s'agit que des ET2R dont on ne connaît pas la forme de loi correspondante. La plus grande réserve s'impose donc lorsqu'il s'agit d'interpréter les valeurs absolues de ces mesures.

On peut pourtant les partager en 2 groupes, dont l'un sera composé par les mesures se rapprochant de celles déterminées par l'excitation du point moteur ou du nerf, et dont l'autre réunira toutes les mesures qui en diffèrent.

Lorsqu'on analyse à ce point de vue les résultats obtenus on voit que les valeurs des ET2R supérieures à celles que l'on observe par l'excitation du nerf, prédominent dans deux cas :

1) Quand l'excitation a été portée en utilisant des grandes électrodes, dans ce cas nous nous trouvons dans les conditions expérimentales se rapprochant de celles décrites par LAPICQUE comme donnant lieu au phénomène alpha;

2) quand l'excitation a été portée en utilisant des électrodes très petites, et dans ce cas nous réalisons les conditions expérimentales qui favorisent la localisation de l'excitation en proximité de l'électrode.

En apportant les résultats de nos recherches aux cours des chapitres précédents nous avons mentionné qu'il ne s'agissait que de mesures d'ET2R, et, par conséquent, qu'on ne pouvait interpréter autrement que sous réserve la signification des valeurs obtenues. L'interprétation de ces valeurs ne pouvait être faite qu'après la connaissance de la loi complète de l'excitation sur le point étudié. Nous nous sommes donc proposé d'établir un certain nombre de lois d'excitation pour les endroits du muscle qui présentent des valeurs diverses d'ET2R.

Ces déterminations furent effectuées sur le chien, d'abord à travers la peau, ensuite sur le muscle dénudé, afin de voir si les téguments ne produisaient pas d'influence systématique sur la forme de la loi d'excitation. Nous nous sommes demandé d'autre part, si parmi les

ET2R divergeants que l'on détermine par l'excitation du muscle il n'était pas possible de distinguer des valeurs correspondant à des lois de forme simple et à des valeurs correspondant à des lois de forme complexe.

Les déterminations furent faites soit avec les électrodes ayant 5-7 mm. de diamètre, soit avec des électrodes stigmatisques.

CHAPITRE VI

DETERMINATION DES LOIS D'EXCITATION AU MOYEN DE DECHARGES DE CONDENSATEURS

COMPARAISON DES RESULTATS OBTENUS A TRAVERS LA PEAU ET SUR LE MUSCLE DENUDE DU CHIEN.

Les résultats expérimentaux montrent qu'en répétant des séries de déterminations sur un même point du muscle, sans changer les conditions expérimentales, on ne retrouve pas toujours des lois identiques. Tantôt on observe des courbes de forme simple dont les constantes de temps peuvent même être différentes, tantôt des courbes de forme complexe. Ces lois se succèdent sans aucune régularité apparente. (Des résultats analogues ont été apportés par BONNARDEL et LIBERSON.) Cela montre que la comparaison des résultats trouvés dans ces différentes conditions impose une certaine réserve.

Sur les figures 29 et 30 sont représentées des séries de lois obtenues au cours de l'excitation d'un même point du muscle du chien, d'abord à travers la peau, ensuite après l'incision de cette dernière. Comme on le voit, les courbes déterminées à travers la peau sont tantôt complexes, (courbes A, B), tantôt simples avec une constante de temps élevée (courbe C, fig. 29). Une fois la peau incisée, on trouve des lois simples (E fig. 29, D, E, fig. 30) avec une constante de temps petite. Cette constante est égale à celle du fragment des courbes complexes obtenues dans l'excitation percutanée et situé dans les temps courts.

A la suite de ces expériences on est tenté d'attribuer un rôle significatif à l'interposition des téguments dans l'apparition de la courbe complexe et de la valeur élevée de la constante de temps d'excitation.

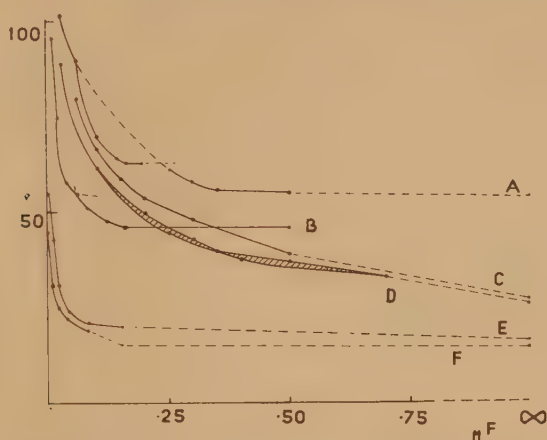


FIG. 29. — Expérience du 23-V-33. Lois voltage-capacité, obtenues à l'excitation du biceps crural du chien. A, B, C, D à travers la peau, E, F sur le point correspondant du muscle dénudé.

Mais les résultats obtenus au cours d'autres expériences ne confirment pas cette interprétation. En effet, on peut trouver des résultats tels que ceux représentés sur la fig. 31 où les lois d'excitation déterminées à travers la

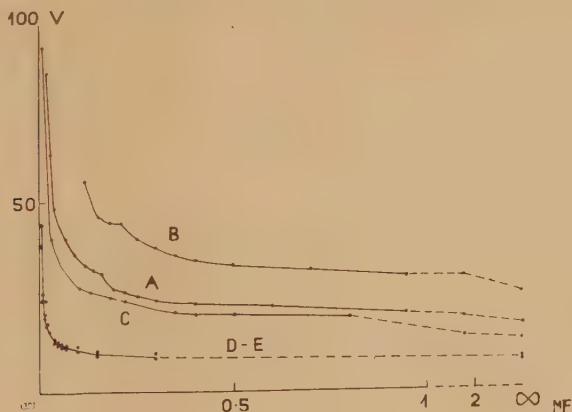


FIG. 30. — Expérience du 27-V-33. Lois voltage-capacité obtenues à l'excitation du couturier du chien A, B, C à travers la peau, D et E sur le point correspondant du muscle dénudé.

peau sont simples, avec des constantes de temps de 70 et de 100 millièmes de microfarad. (courbes a et b) Une fois la peau incisée on trouve une loi d'excitation également simple, (courbe A, B), mais avec une constante de temps de près de 300 millièmes de microfarad.

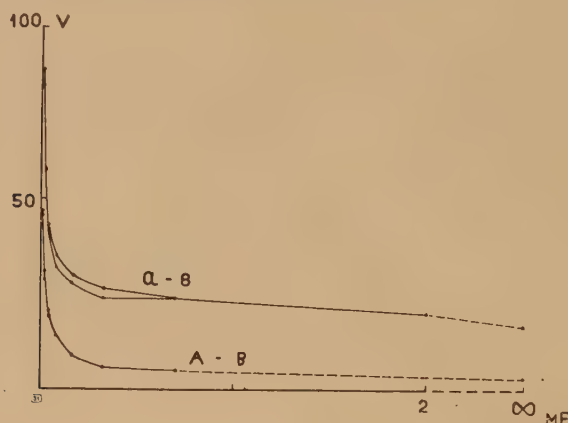


FIG. 31. — Expérience du 2-V-33. — Lois voltage-capacité, obtenues sur le biceps crural du chien, a et b à travers la peau, A et B sur le point correspondant du muscle dénudé.

On trouve également dans une série d'expériences des courbes de même allure par l'excitation à travers la peau et par l'excitation du muscle dénudé. Ces courbes sont tantôt toutes simples, tantôt toutes complexes. (Voir fig. 32, toutes les courbes sont complexes).

Dans certaines expériences on trouve aussi bien par l'excitation à travers la peau, que par l'excitation du muscle dénudé alternativement la courbe simple et la courbe complexe.

On voit donc que des lois d'excitation assez diverses peuvent se suivre lorsqu'on répète des séries de déterminations aussi bien à travers la peau, que sur le muscle dénudé. L'interposition de la peau ne semble donc pas influencer de façon systématique la forme simple et complexe de la loi d'excitation, pas plus que la valeur de la constante de temps.

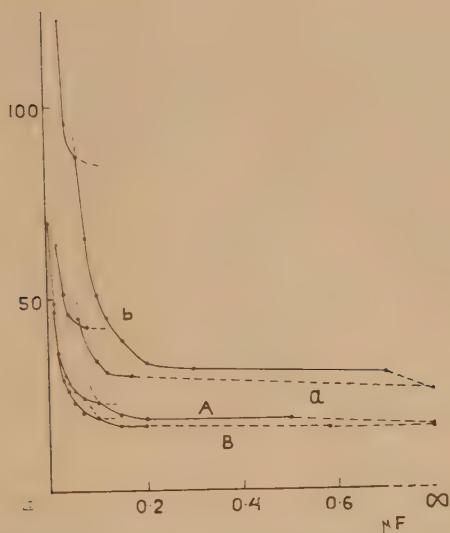


FIG. 32. — Expérience du 27-V-33. Lois voltage-capacité obtenues sur le couturier du chien, *a* et *b* à travers la peau, A et B sur le point correspondant du muscle dénudé.

FORME SIMPLE ET COMPLEXE DE LA LOI ET VALEUR DE L'ET2R

Quant à la relation entre la valeur de l'ET2R et la forme de la loi, voici nos constatations :

Les lois de forme *simple* ont été obtenues pour les valeurs suivantes :

A travers la peau	Sur le muscle dénudé
25, 50, 75, 140, 150, 230, 250.	12, 20, 25, 29, 31, 38, 44, 50, 100, 112, 140, 200, 210, 300.

Les lois de forme *complexe* ont été obtenues pour les valeurs que voici :

A travers la peau	Sur le muscle dénudé
55, 70, 110, 120, 137, 175, 200, 230.	10, 26, 260, 270, 2.000.

(ces valeurs sont données en millièmes de microfarads).

Il ressort de ces résultats que les lois de forme complexe s'observent le plus souvent dans les cas où la lec-

ture directe indique pour l'intensité double de la rhéobase des capacités élevées.

Ainsi, parmi 18 courbes déterminées sur les endroits où ces ET2R étaient entre 0,04 et 0,2 sigma (10-50 millièmes de microfarads) il n'y a eu que 2 cas où cette loi n'était pas simple.

Sur 33 courbes où la même lecture directe indique des valeurs entre 0,2 et 1,2 sigma (50-300 millièmes de microfarad) il y a près de 16 courbes simples.

Pour des ET2R au-dessus de 300 millièmes de microfarad les lois ont toujours été complexes; mais très souvent on a pu voir la rhéobase et la capacité liminaire correspondante à l'intensité double de la rhéobase se placer sur le même fragment de la courbe.

Il faut remarquer que la délimitation entre une loi simple et une loi complexe n'est pas toujours facile. Cette délimitation est souvent arbitraire, difficile à distinguer des erreurs expérimentales.

DETERMINATION DE LA RHEOBASE AVEC LE COURANT CONSTANT

Les déterminations des lois ont été faites par l'excitation directe du muscle avec la décharge des condensateurs. Les capacités utilisées ont varié de 2 à 10.000 millièmes de microfarads. En complétant les déterminations par la mesure du seuil avec le courant constant nous avons constaté parfois, que les valeurs des voltages limites se stabilisent à partir des capacités de 700 à 1.000 millièmes de microfarads. Par contre dans d'autres cas assez fréquents nous avons vu ces voltages limites diminuer très longtemps. Ainsi les seuils obtenus avec la décharge des capacités de 2.000, 5.000 et de 10.000 millièmes de microfarads ont été plus élevés que ceux déterminés par le passage du courant constant (Voir fig. 30, C, B, A; fig. 31, a, b; fig. 36, B; fig. 38). Cet abaissement de la rhéobase, qui s'observe sous l'influence du passage prolongé du courant dans l'excitation du muscle, peut

rendre difficile la détermination de la vraie valeur rhéobasique, l'interprétation de la signification physiologique de cette dernière et par conséquent celle de l'ET2R correspondante.

Cette chute de la rhéobase pour des temps très longs dans l'excitation directe du muscle a été observée par différents auteurs (K. LUCAS (1907 c, 1908), LAPICQUE (1931 b), BONNARDEL (1935), etc.). Certains l'ont considérée comme un phénomène sans relation avec l'excitabilité musculaire.

D'après les partisans de ce point de vue, il ne faudrait pas tenir compte de cette chute supplémentaire de voltage dans la détermination de la rhéobase. Les courants trop prolongés ne permettraient donc pas la détermination de la valeur réelle de la rhéobase. K. LUCAS préconise pour déterminer celle-ci l'utilisation des courants dont la durée ne dépasse pas 0,02 seconde. LAPICQUE se sert des décharges de condensateurs de 2 à 4 microfarads (résistance de circuit de près de 10.000 ohms).

Les ET2R que nous avons obtenus en excitant le muscle ont été trouvés en partant des rhéobases déterminées par le passage du courant constant. Il est bien probable que les valeurs élevées de ces ET2R se rattachent au fait que nous avons considéré comme rhéobases les voltages liminaires bas que l'on obtient dans ces conditions. Notons cependant, que c'est également en déterminant les rhéobases par le courant continu que nous avons trouvé au cours de l'excitation du muscle des ET2R dont la valeur se rapproche de celle déterminée par l'excitation du nerf.

Parmi les mesures faites avec des électrodes de dimension variable nous avons vu que les valeurs des ET2R supérieures à celles que l'on obtient dans l'excitation du nerf et du point moteur se trouvent plus souvent avec des électrodes très petites, qu'avec des électrodes moyennes. Les rhéobases les plus faibles ont été décelées avec les petites électrodes. Il semble donc bien que l'abaissement de la rhéobase sous l'influence du passage du courant prolongé se fait sentir d'avantage dans l'excitation avec les petites électrodes, que dans celle avec des électrodes plus grandes.

Pour éviter la difficulté que l'on rencontre dans la détermination des rhéobases sur le muscle nous avons effectué un certain nombre de déterminations avec des courants à établissement progressif.

CHAPITRE V

DETERMINATION DES LOIS D'EXCITATION AU MOYEN DU COURANT LENTEMENT CROISSANT SUIVI D'UN PLATEAU INDEFINI

HISTORIQUE

L'inefficacité relative du courant à établissement progressif dans l'excitation a été signalée la première fois par RITTER (1825) ensuite par MARIANINI (1829), FICK (1863), ENGELMANN (1870), VON KRIES (1884).

La relation entre la rapidité de différents tissus et leur sensibilité plus ou moins prononcée au ralentissement de l'établissement du courant fut mise en évidence par K. LUCAS (1907 d.), L. LAPICQUE (1908) et confirmée par LAUGIER (1921). Ces auteurs ont montré que lorsque l'on excite un muscle rapide il suffit d'un léger retard dans l'établissement du courant pour rendre ce courant inefficace. Par contre, un muscle lent continue à réagir au courant qui s'établit suivant une pente depuis longtemps inefficace vis-à-vis d'un tissu rapide.

Lorsqu'on représente graphiquement les variations du voltage liminaire en fonction de la durée de l'établissement du courant on obtient une courbe dont le segment initial (situé dans les temps courts) et le segment terminal (situé dans les temps très longs) présentent des incurvations. Dans sa partie moyenne, la loi suit une ligne droite plus ou moins inclinée vers l'axe des abscisses. (LAUGIER (1921), SCHRIEVER (1931, 1933), LIBERSON (1934). L'angle

formé par cette droite avec l'axe des abscisses est d'autant plus grand que le tissu est rapide.

En excitant le muscle avec le courant progressif soit directement, soit par l'intermédiaire de son nerf moteur L. et M. LAPICQUE (1925) ont trouvé une réaction semblable dans ces deux modes d'excitation. La pente efficace du courant est la même pour l'excitation directe et pour l'excitation indirecte du muscle.

D'autres auteurs tels, que FABRE (1928 d, 1931 a), K. LUCAS (1907 d), DELVILLE (1934) ont fait remarquer cependant que dans certaines conditions d'excitation le nerf et le muscle ne semblent pas réagir de la même façon au ralentissement de l'établissement du courant. Ces auteurs ont trouvé que le nerf de la grenouille était, plusieurs heures après la dissection, beaucoup plus sensible que le muscle à l'établissement progressif du courant.

BENOIT et COPPÉE (1935) ont constaté une faible variation de voltage liminaire en fonction de la durée de l'établissement du courant à l'excitation du muscle par des grandes électrodes liquides.

TRAVAUX PERSONNELS

En excitant le muscle biceps brachial de l'homme, avec une cathode de 8 mm. de diamètre nous avons déterminé les variations des voltages liminaires en fonction de la durée de l'établissement du courant, dans les différentes régions du muscle. Les courbes qui en résultèrent ont été comparées ensuite aux ET₂R déterminées dans ces régions du muscle.

Technique expérimentale.

Le courant à établissement progressif a été obtenu moyennant le dispositif du condensateur en dérivation décrit par LAPICQUE, avec des résistances appropriées aux conditions d'excitation percutanée sur l'homme. Le mon-

tage utilisé est celui décrit par BOURGUIGNON (1923). Il permet d'obtenir facilement à l'aide d'un interrupteur tantôt le courant à début brusque tantôt le courant à établissement progressif.

La constante de temps de l'établissement du courant est calculée d'après la formule : (LAUGIER 1921, LAPICQUE 1926).

$$\frac{r \times RC}{r \times R}$$

ou r est la valeur de la résistance additionnée (5.000 ou 10.000 ohms).
 R. — La valeur de la résistance du circuit de décharge, 11.000 ohms.
 C. — Capacité utilisée.

Dans nos expériences, nous avons disposé du courant à établissement progressif dont la constante de temps d'établissement pouvait varier entre 10 et 150 sigma.

Le muscle biceps brachial de l'homme a été divisé, comme dans les expériences précédentes, en six champs. Dans chacun de ces champs on a déterminé une série de voltages liminaires pour des courants progressifs à constantes du temps d'établissement différentes. La détermination de ces voltages a été précédée et suivie par la mensuration d'une rhéobase et d'une capacité liminaire pour l'intensité double de la rhéobase au même point du muscle.

La détermination du voltage liminaire pour le courant à établissement progressif ayant une constante de temps donnée était répétée plusieurs fois, et chaque fois encadrée des déterminations du voltage liminaire pour le courant à établissement brusque. Malgré les variations importantes qui peuvent s'observer dans la valeur absolue des voltages ainsi déterminés, le rapport de ces voltages reste assez stable au cours de l'expérience.

En représentant graphiquement les variations des voltages liminaires en fonction de la constante du temps d'établissement du courant nous avons obtenu une série de courbes. Sans tenir compte de l'incurvation que présentent ces courbes pour des temps très courts ni de celle qu'elles présentent pour des temps très longs, nous avons comparé l'inclinaison du segment médian des courbes obtenues dans les différentes régions du muscle avec la

valeur des ET2R déterminées dans les régions correspondantes. Car c'est précisément l'inclinaison de cette partie de la courbe qui est en relation avec la rapidité du tissu étudié.

Résultats.

79 courbes ont été déterminées sur les muscles de 41 sujets. Lorsque l'on compare l'inclinaison des pentes obtenues dans les différentes régions du muscle, on trouve sur le même muscle 2 groupes nettement différentes. Dans l'un, le voltage liminaire augmente rapidement avec l'allongement de l'établissement du courant; dans l'autre, par contre, ce voltage liminaire n'augmente que lentement (voir fig. 33).

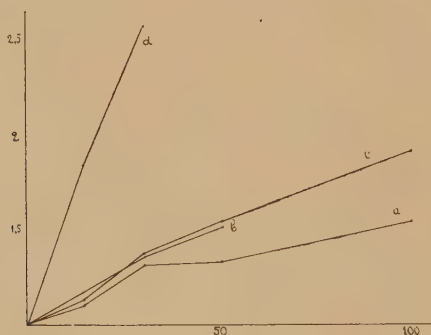


FIG. 33. — Voltages liminaires rapportés à la rhéobase en fonction de la constante de temps de l'établissement du courant. Résultats obtenus au cours de l'excitation d'un muscle biceps brachial chez l'homme : *d* au point moteur (ET2R 0,014 mf.) *b* dans la région voisine du tendon inférieur (ET2R 0,8 mf.) *a* dans la région intermédiaire entre le point moteur et le tendon inférieur (ET2R 0,04) *c* dans la région voisine de l'extrémité supérieure du muscle (ET2R 0,9 mf.).

Nous donnons ci-dessous les chiffres expérimentaux obtenus sur une région du muscle où le voltage liminaire se relève rapidement en fonction de la durée d'établissement du courant :

Constante de temps en sigma	Voltage liminaire du courant progressif par rapport au voltage liminaire du courant à établissement brusque.
0,026	0,88
0,26	0,9
0,52	1
16	1,51
31	1,92
52	2,77
78	3,27

Maintenant, voici les chiffres concernant une région du muscle où les voltages liminaires se relèvent lentement :

1,0	0,9
2,6	1,0
5	1,0
16	1,08
31	1,16
52	1,27
78	1,4
100	1,6
156	1,73

Quand on réunit sur une même figure les différentes pentes obtenues sur toute une série de muscles, on ne distingue plus aussi facilement les 2 groupes de pentes observés quand on étudie un seul muscle : les variations individuelles que présente l'inclinaison de ces pentes dans chaque cas particulier contribuent à l'apparition d'un grand nombre d'intermédiaires entre les pentes extrêmes. Cependant une étude de cet ensemble des résultats permet d'y retrouver les groupes indiqués car il semble exister une relation entre l'inclinaison de la droite, la région du muscle où elle a été obtenue et la valeur de l'ET2R de cette même région.

RÉGION DU MUSCLE.

En réunissant d'une part les lois obtenues dans la région du point moteur, et, d'autre part, celles déterminées

dans les autres régions du muscle, on voit que les réactions au ralentissement de l'établissement du courant ne sont guère identiques. (Ce phénomène fut signalé également par LIBERSON (1934).

En effet, tandis qu'au point moteur le voltage liminaire augmente toujours rapidement à la suite du ralentissement de l'établissement du courant, dans les autres régions du muscle on peut par contre trouver aussi bien des pentes très raides que des pentes très étalées.

Dans le tableau suivant, nous avons résumé les variations du voltage liminaire en fonction de la durée de l'établissement du courant, déterminées d'une part au point moteur et d'autre part en dehors de ce point. Ces résultats sont obtenus sur l'ensemble des muscles étudiés. Les voltages liminaires sont exprimés par rapport au voltage du courant à établissement brusque. Pour chaque constante de temps de courant nous donnons les valeurs extrêmes et la moyenne des rapports calculés sur l'ensemble des résultats. Nous indiquons également le nombre des mesures d'où sont déduits les moyennes et les valeurs extrêmes indiquées :

Constante de temps en sigma d'établissement de courant	Région du muscle en dehors du point moteur, où les ET2R ont des valeurs au-dessus de 2,56			Point moteur		
	Rapport des voltages		Nombre de mesures	Rapport des voltages		Nombre de mesures
	Moyen	Valeurs limites		Moyen	Valeurs limites	
10	1,12	1,1 -1,15	6	1,28	1,12-1,54	11
15	1,13	1,03-1,46	21	1,62	1,22-2,4	27
20	1,2	1,11-1,32	6	1,73	1,41-2,09	6
26-31	1,25	1,03-1,52	26	1,98	1,38-2,72	35
34-41	1,41	1,13-1,73	12	2,36	1,73-3	17
47-52	1,6	1,24-2,14	24	2,62	1,51-3,5	21
70	1,88	1,24-2,68	14	3,18	2,45-4	8
100	2,12	1,59-2,97	6	3,54	2,66-5,47	4
150	2,32	1,73-2,9	2	4,78	3 -6,57	2

Nous voyons d'après ces résultats, que la pente moyenne du point moteur est plus raide que celle des autres régions du muscle.

VALEUR DE L'ET2R.

Parmi les pentes obtenues sur le muscle en dehors du point moteur une certaine relation existe entre l'inclinaison des pentes et la valeur des ET2R trouvées au même point. Notamment, dans les régions où les ET2R s'échelonnent entre 0,64 et 1,28 mf., (2,56-5,12 sigma) les variations du voltage liminaire en fonction de la durée de l'établissement du courant se font suivant une pente plus étalée que celle que l'on peut observer au point moteur. Par contre, dans les régions du muscle éloignées du point moteur, où l'on trouve des petits ET2R, le voltage liminaire en fonction de la durée de l'établissement du courant suit tantôt une pente très raide, tantôt une pente très étalée.

Voici un exemple de pente raide obtenue par l'excitation d'une région du muscle en dehors du point moteur, où l'ET2R avait la valeur de 0,03 mf., (0,12 sigma) :

Expérience du 7-7-32	Biceps droit : région intermédiaire entre le p-t mot et le tendon inférieur
en sigma	Rapport du voltage liminaire du courant progressif à celui de courant à établissement brusque.
Constante de temps	
16	1,6
31	2

Voici un exemple de pente étalée obtenue dans une régions du muscle en dehors du point moteur, où la détermination de l'ET2R a donné une valeur de 0, 04 mf, (0,16 sigma) :

Expérience du 30-VII-32. Biceps gauche. Région intermédiaire entre le point moteur et la partie supérieure du muscle :

Constante de Temps	Rapport du voltage liminaire du courant progressif à celui de courant à établissement brusque
en sigma	
16	1,06
31	1,17
52	1,32
80	1,45

Sur la figure 33 on voit également une pente étalée obtenue dans une région du muscle dont l'ET2R a une valeur de 0,04 mf. pente *a*).

Ainsi d'après les résultats expérimentaux exposés ici nous voyons que :

1) *au point moteur* les voltages liminaires varient plus rapidement avec le ralentissement de l'établissement du courant, que dans les autres régions du muscle.

2) *en dehors du point moteur*, là où l'ET2R est élevé; le voltage liminaire varie très faiblement avec le ralentissement de l'établissement du courant; là où les valeurs de l'ET2R sont plus petites, les voltages liminaires suivent les pentes tantôt très aplaties (comme celles obtenues sur des points à grand ET2R), tantôt abruptes, c'est-à-dire semblables à celles du point moteur.

DEUXIEME PARTIE

EXPERIENCES FAITES SUR LE MUSCLE DES BATRACIENS

Afin de compléter les chiffres obtenus sur le muscle de l'homme et du chien, nous avons étudié le muscle gastrocrémien du batracien (grenouille, pélobate). L'intérêt de ces expériences consiste en ce qu'elles nous ont permis de faire également des déterminations sur le muscle à nerf dégénéré, ce que nous n'avons pas pu faire ni sur l'homme ni sur le chien.

Chez ces derniers, l'inconvénient que présente l'étude d'un tel muscle consiste dans l'altération que subissent les fibres musculaires à la suite de la section de leur nerf moteur : une fois le nerf dégénéré, la fibre musculaire dégénère à son tour. Il n'en est pas de même chez la grenouille. En effet, le degré de dégénérescence que subit le muscle après la section du nerf n'est pas le même chez les animaux d'espèces différentes. Une telle section est suivie très rapidement chez l'homme et chez l'animal à sang chaud par des modifications de la structure morphologique du muscle et par l'altération de ses réactions électriques. (MONCKEBERG et BETHE, LEULIER, BERNARD et RICHARD (1932), HINES et KNOWLTON (1932) COOK et GÉRARD (1931). Par contre les modifications du muscle des batraciens semblent être beaucoup moins prononcées.

Les études histologiques de BREMER et GÉRARD (1925, 1926) d'une part, et de FONTES (1925) de l'autre, montrent, que le muscle de grenouille ne présente pas de traces morphologiques de dégénérescence jusqu'au 137^e jours

après la section du nerf : le muscle énérvé de la grenouille est donc un excellent matériel pour l'étude de l'excitabilité musculaire.

Nous exposerons d'abord les résultats obtenus sur le muscle normal, puis ceux obtenus sur le muscle à nerf dégénéré.

CHAPITRE VI

MUSCLE NORMAL

L'étude a porté sur les muscles gastrocnémiens de la grenouille, et du pélobate à centres nerveux détruits. Sur ces muscles nous avons fait des déterminations en utilisant le courant à établissement brusque et le courant à croissance et à décroissance exponentielles. Au cours de ces expériences le muscle in situ a été excité à travers une fente assez large de la peau. Les lambeaux de la peau ont été rabattus afin que les bords ne touchent pas le muscle (SZABUNIEWITCZ, 1930). L'excitation a été portée en dispositif mono ou bipolaire. Dans l'excitation monopolaire une plaque d'argent chloruré était placée soit dans la bouche de la grenouille, soit sous la peau de l'abdomen, tandis qu'une électrode punctiforme en fil d'argent chloruré était appliquée sur le muscle. Au cours de l'excitation bipolaire 2 électrodes en fil d'argent, distantes de 4 mm. l'une de l'autre étaient placées sur le muscle. L'excitation du nerf a été faite avec l'excitateur de L. LAPICQUE.

COURANT A ETABLISSEMENT BRUSQUE

Recherches personnelles.

TECHNIQUE EXPÉRIMENTALE.

Les déterminations de l'ET2R ainsi que celles des lois complètes d'excitation ont été faites généralement par la méthode de décharge des condensateurs. Le dispositif de shunt de A. LAPICQUE, préconisé par lui pour l'étude de

l'excitabilité du nerf (1926, p. 300) a été conservé dans nos expériences même pour l'excitation du muscle. La rhéobase a été déterminée dans un certain nombre d'expériences par la fermeture à la main du courant constant et dans d'autres par la décharge d'une capacité de 10 microfarads. La résistance du circuit était près de 10.000 ohms. Le voltage était fragmenté à l'aide du réducteur de potentiel de LAPICQUE.

Dans quelques cas à titre de contrôle fut utilisé le chronaximètre de LAPICQUE.

RÉSULTATS.

Près de 300 mesures d'ET2R ont été prises sur différentes régions du muscle gastrocnémien d'une trentaine de grenouilles.

Parmi ces mesures un certain nombre se rapprochait de celles déterminées par l'excitation du nerf, d'autres s'en écartaient plus ou moins considérablement, l'écart pouvant atteindre le rapport de 1 à 20. Les fig. 34 et 35 représentent la répartition des mesures obtenues dans l'excitation directe et indirecte du muscle.

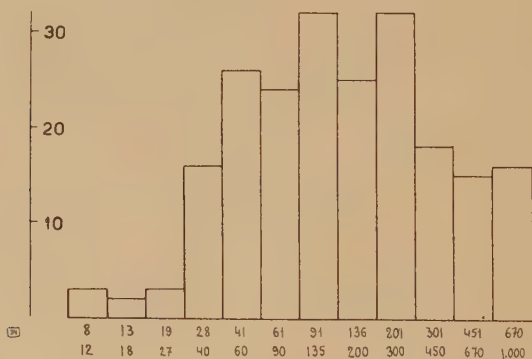


FIG. 34. — 212 déterminations obtenues dans l'excitation directe du muscle gastrocnémien de la grenouille. En abscisse ET2R en millièmes de mf., en ordonnée fréquence de mesures.

Comme on le voit d'après la figure 34 le polygone de fréquence des valeurs concernant d'excitation directe du muscle ne présente pas de sommets nettement prononcés.

(Ce polygone est établi d'après les valeurs absolues des ET2R déterminés sur des grenouilles n'ayant subi aucune section. Nous n'avons pas tenu compte ici des mesures prises sur la patte saine de la grenouille chez laquelle le sciatique de la patte opposée fut sectionné, et cela en raison des modifications de l'excitabilité que l'on observe sur le muscle du côté opposé à la section : APOSTOLAKI et DERIAUD, ABELOUS et LASSALE (1928), MOSCHINI (1928), et d'autres.

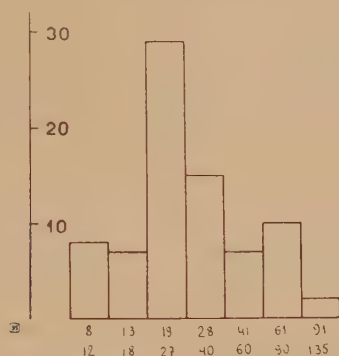


FIG. 35. — 78 déterminations obtenues à l'excitation du muscle gastrocnémien de la grenouille par le nerf. Mêmes notations que la figure 34.

En étudiant les résultats obtenus non pas d'après les valeurs absolues des ET2R, mais d'après leur rapport avec l'ET2R du nerf moteur correspondant on obtient la distribution suivante :

Rapport	ET2R du muscle ET2R du nerf	Nombre de cas
	1 à 2	13
	3 à 4	13
	5 à 6	6
	7 à 8	7
	9 à 10	14
	11 à 12	4
	13 à 14	6
	15 à 16	4
	17 à 18	2
	19 à 20	5

On voit ici que les valeurs les plus fréquentes sont, d'une part, celles qui ont de 1 à 4 fois la valeur de l'ET2R du nerf et d'autre part celles qui ont une valeur 9 à 10 fois plus élevée.

Contrairement à ce que nous avons observé en étudiant le muscle de l'homme et du chien, aucune relation n'a pu être établie entre la valeur de l'ET2R et la région explorée du muscle. Les études anatomo-histologiques montrent (POIRIER 1912, HINSEY 1934) que la distribution des terminaisons nerveuses n'est pas la même dans le muscle des mammifères et le muscle des batraciens. On peut se demander si ce n'est pas dans ce fait qu'il faut chercher l'explication de la différence des résultats obtenus.

COURANT A ETABLISSEMENT ET A DECROISSANCE EXPONENTIELS

Pour avoir des ondes à croissance et à décroissance exponentielles LAPICQUE a proposé le dispositif du double condensateur qui permet d'obtenir facilement de telles ondes plus ou moins étalées.

En excitant le muscle avec une série d'ondes de durée croissante on voit d'abord le voltage liminaire diminuer — ce qui traduit l'influence de la durée de passage du courant — puis, après avoir passé par un minimum, se relever, ce qui traduit l'influence du retard à l'établissement. La position du minimum dans l'axe des temps est en relation avec la rapidité du tissu, il se localise dans les durées courtes pour le tissu rapide et dans les durées longues pour le tissu lent (LAPICQUE 1926).

Historique.

En étudiant l'excitabilité d'un muscle normal de grenouille WYSS 1931 a montré qu'au cours de l'excitation directe l'on peut déterminer non pas un seul, mais deux minima de voltages liminaires. Le premier se localisant

dans les mêmes durées que celui obtenu par l'excitation indirecte du muscle, le second dans les durées plus longues. Wyss a observé ce second minimum pour des « tout petits seuils localisés au contact immédiat de la cathode ». Il l'attribue à l'effet cathodique du courant continu.

DELVILLE (1934) en excitant le muscle avec des courants à établissement progressif et à décroissance soit brusque soit progressive, a déterminé sur le muscle une loi de variation du voltage liminaire en fonction de la durée de l'établissement du courant, dont le minimum se localise dans des temps plus longs que le minimum déterminé par l'excitation du nerf. Il en conclut à l'existence dans le muscle d'excitabilités différentes.

Recherches personnelles.

TECHNIQUE.

Nous avons utilisé le dispositif du double condensateur indiqué par L. LAPICQUE (1926). Les durées de la phase ascendante du courant ont été calculées d'après la formule nRC , où R est la résistance du circuit d'excitation, et C , la capacité en microfarads. Le rapport de la résistance du circuit d'excitation à la résistance du reste du circuit était de 1 à 10 (10.000 et 100.000 ohms). Dans ces conditions le coefficient n est égal à 3,4 (LAPICQUE 1926, p. 129, Wyss 1931, p. 75). Au cours de nos expériences les durées de la phase ascendante du courant ont varié entre 1,36 et 2720 sigma. Toutes nos mesures ont été prises sur la préparation shuntée (shunt de L. LAPICQUE).

RÉSULTATS.

Les déterminations ont été faites sur le muscle gastrocnémien de 12 grenouilles et de 2 pélobates sains, et sur des pattes saines de 7 pélobates et de 5 grenouilles, dont le

nerf sciatique de la patte opposée avait été sectionné. (BONVALLET et NÉOUSSIKINE, 1934).

Sur le même point nous avons généralement pratiqué deux séries successives de mesures, sans rien changer aux conditions expérimentales.

Dans certaines expériences il nous est arrivé de retrouver deux fois de suite exactement les mêmes voltages pour les même durées de courants, c'est-à-dire 2 courbes exactement superposables. Dans d'autres expériences, deux courbes obtenues successivement bien que traduisant une même allure de variation dans le temps ont été différentes par les valeurs absolues des voltages; dans d'autres enfin, l'allure de variation dans le temps elle même a été différente.

Voici des chiffres où des voltages différents en valeur absolue traduisent la même allure de variation.

Expérience du 16 avril 1934. Gastrocnémien de la grenouille. Dispositif monopolaire. Source 110 v. fractionnée à l'aide d'une gouttière remplie d'une solution de sulfate de zinc.

Durée de la période ascendante en sigma	Voltage liminaire	
	I	II
1,36	21	28
2,72	17	23
5,44	17	19,5
10,88	14	18
21,76	14	18,5
42,5	15	20
85	12	17,5
170	13	16
340	14	15,5
680	18	16
2720	19	20

Nous avons toujours considéré comme voltage liminaire celui qui provoquait la première contraction apparente. Cette contraction se présente tantôt sous la forme d'une secousse d'un petit faisceau musculaire, tantôt sous la forme d'une contraction très localisée.

Quand, on détermine une loi lorsque le premier seuil observé est la contraction d'un petit faisceau musculaire, on voit généralement la *forme de la contraction* se modifier quand on augmente la durée des ondes excitantes. Pour des courants à établissement bref la contraction est assez étendue et rapide; pour des courants plus prolongés elle semble se ralentir et se localiser enfin, lorsque le temps d'établissement du courant atteint et dépasse 1000 sigma la contraction prend un aspect galvanotonique, dans ces cas là on peut retrouver la contraction rapide en relevant le voltage. En notant les voltages liminaires de ces deux seuils on constate que la variation des voltages liminaires pour la contraction plus étendue est plus prononcée que pour la petite contraction localisée. En voici un exemple. Les chiffres ont été obtenus sur le même muscle et dans les mêmes conditions que ceux cités dans l'expérience précédente.

Durée de la période ascendante du courant en sigma	Voltage liminaire. Contraction d'un faisceau	Contraction localisée
1,36	35	
2,72	26	
5,44	18,5	
10,88	17,5	
21,76	15,5	
42,5	17	
85	17	
170	19	12
340	24	12
680	33	16
1360	56	21

Dans certaines expériences, le voltage liminaire de la petite contraction localisée est restée invariable pour les courants à établissement de plus en plus lent. Dans d'autres, après avoir présenté un plateau assez long, ce voltage s'est élevé pour des courants très lents.

Cette relation entre l'aspect du seuil et les variations de voltage liminaire a été notée par plusieurs auteurs (K.

LUCAS, (1907d), WYSS (1931), BONVALLET et MEIDINGER (1935). BOUMAN (1935), FABRE (1928b,c). On trouvera l'exposé détaillé de l'histoire de la question dans la thèse de WYSS, (1931). BONVALLET et MEIDINGER (1936) ont retrouvé ce phénomène sur un modèle physique. Il ressort de leurs expériences qu'aux deux sortes de contractions correspondent deux mécanismes différents.

En étudiant les variations du voltage liminaire en fonction de la durée de l'établissement du courant par les excitations directe et indirecte du même muscle, nous avons constaté dans certains cas une différence dans l'allure des courbes obtenues dans ces conditions.

Dans l'excitation du muscle par le nerf le voltage liminaire passe par un seul minimum. Dans l'excitation directe du muscle tantôt le voltage liminaire passe par un seul minimum qui se localise soit dans les mêmes durées que le minimum de l'excitation par le nerf, soit dans des durées plus considérables, tantôt, par plusieurs minima (voir figure 39 A, p.).

Dans l'excitation du nerf sciatique du pélobate, les minima ont été localisés entre 11 et 42 sigma (suivant la préparation). Dans l'excitation de ce nerf chez la grenouille, les minima ont été localisés entre 5,4 et 11 sigma.

Dans l'excitation directe du muscle de ces batraciens, on trouve pour le même muscle deux groupes de minima. En comparant la totalité des résultats, on voit que ces minima se placent aussi bien chez la grenouille que chez le pelobate dans les durées suivantes :

5,4-21,8 42,5 85 170 340 et près de 1000 sigma

CHAPITRE VII.

MUSCLE A NERF DÉGÉNÉRÉ

HISTORIQUE

Le signe fonctionnel de la dégénérescence du nerf sectionné consiste dans l'inexcitabilité de son bout périphérique, dont la stimulation cesse de provoquer la contraction du muscle.

Moment de la dégénérescence.

TITECA (1932, 1933, 1935) et AUGER et FESSARD (1934) ont montré que la perte de l'excitabilité indirecte du muscle ne coïncide pas toujours avec l'inexcitabilité réelle du tronc nerveux. La stimulation du nerf, sans provoquer une contraction musculaire, fait cependant naître dans le nerf des courants d'action. L'abolition précoce de l'excitabilité indirecte du muscle serait la conséquence de la dégénérescence des terminaisons nerveuses intramusculaires atteintes en premier lieu. HUBER (1900), TELLO (1907) et BOEKE (1921) ont constaté que la disparition de la réponse du muscle à l'excitation du nerf sectionné coïncide avec l'apparition des premiers signes d'altération histologique des terminaisons nerveuses motrices. Ces altérations ont été constatées 48 heures après la section du nerf chez les mammifères et 9 jours après cette section chez la grenouille.

Le moment où le muscle cesse de répondre à l'excitation du nerf varie avec la température ambiante. D'après

APOSTOLAKI et DERIAUD (1925) à 25-28°, l'excitabilité indirecte est abolie 7 jours après la section, à 12-15°, dans dix jours, tandis que WEISS constate qu'à 8°, elle persiste encore après 35 jours.

D'après PARKER (1933), cette excitabilité est abolie après 16-20 jours, (dans un cas après 27 jours).

D'après TITECA (1932-1935) à 20°, le muscle cesse de répondre à l'excitation 10 jours après la section du nerf, la dégénérescence complète du nerf, caractérisée par la disparition des courants d'action, s'observe vers le 22^e jour.

Excitabilité du muscle à nerf dégénéré.

En déterminant les chronaxies des muscles énervés de grenouille, les auteurs ont obtenu des résultats différents, suivant la technique utilisée. WATTS (1924), se servant des électrodes liquides de K. LUCAS n'a plus retrouvé sur ces muscles la courbe d'excitabilité rapide gamma. De même, RUSTHON (1932b), en excitant à travers un bain de liquide le muscle dont les branches nerveuses avaient été excisées n'y trouva plus d'excitabilité gamma.

Par contre, en stimulant les muscles avec des électrodes capillaires de PRATT, WATTS (1924) a retrouvé la courbe gamma sur les muscles dont le nerf avait été sectionné de 15 à 44 jours auparavant, avec la dégénérescence consécutive prouvée histologiquement. Des résultats analogues ont été retrouvés par d'autres auteurs en utilisant des électrodes stigmatiques. Ainsi, BREMER et GÉRARD (1926) ont retrouvé des chronaxies de valeur normale 6 semaines après la section du nerf sur un muscle de grenouille, cette dernière étant conservée à la température de 30°.

APOSTOLAKI et DÉRIAUD (1925) ont vu la chronaxie du muscle atteindre 4 à 5 fois la valeur normale 4 mois après la section du nerf moteur.

RECHERCHES PERSONNELLES

Technique.

Les expériences ont été faites sur le muscle gastrocnémien de 5 pelobates et 5 grenouilles, dont le nerf moteur avait été sectionné de 21 à 41 jours auparavant. A ce moment, comme le montrent les travaux cités et comme cela s'est vérifié dans nos expériences le muscle ne répond plus à l'excitation du nerf.

La section du nerf sciatique avec résection d'un fragment de ce nerf fut pratiquée soit au milieu de la cuisse, soit près du genou. La peau a été suturée ensuite. Les animaux furent gardés dans un aquarium à eau courante, la température ambiante étant de 12 à 15 degrés.

Chez certains animaux il s'est développé dans les jours qui suivirent l'intervention un œdème de la patte opérée. Ces animaux succombèrent dans les dix jours ayant suivi l'opération. D'autres, par contre, ont très bien supporté l'intervention, la plaie s'étant bien refermée, ils nageaient et sautaient en pliant la patte opérée à l'articulation de la hanche.

Aucune différence n'a pu être remarquée à l'œil nu entre le muscle normal et le muscle de la patte opérée, quant à l'aspect général de ce muscle, et en ce qui concerne la vitesse et la forme de sa contraction à l'excitation électrique. De même, comme nous allons le voir, les données numériques relatives à l'excitabilité du muscle de la patte opérée ont été tout à fait comparables à celles obtenues sur le muscle du côté opposé intact, ou sur le muscle d'un animal normal.

Résultats.

EXCITATION DU MUSCLE A NERF DÉGÉNÉRÉ AVEC LE COURANT A DÉBUT BRUSQUE.

Les déterminations faites avec la même technique que celle qui a été utilisée dans l'excitation du muscle normal, montrent, que sur le muscle à nerf moteur dégénéré on

peut obtenir des ET 2R aussi dispersés que sur le muscle normal, et en particulier qu'on y retrouve des petits ET 2R se rapprochant des ET 2R du nerf.

Voici quelques chiffres concernant les grenouilles.

Expérience du 11-V-34 : Nerf sciatique *droit* sectionné le 30 mars. Excitation en dispositif bipolaire.

Sur le muscle gastrocnémien *droit* on trouve des ET 2R entre 90-100 millièmes de microfarads, dans un endroit, et entre 900 et 1.000 millièmes de microfarads dans un autre endroit. Sur la patte *gauche* (normale) de cette même grenouille, on trouve des ET 2R entre 200 et 220 millièmes de microfarads par excitation du muscle, et 70-100 millièmes de microfarads par excitation du nerf.

Expérience le 29 mai 1934. Sciatique *gauche* sectionné le 8 mai. Gastrocnémien *gauche* donne des ET 2R de près de 30 millièmes de microfarads. Celui de droite donne des ET 2R entre 200 et 900 millièmes de microfarads. A l'excitation du sciatique droit on obtient des valeurs entre 14 et 17 millièmes de microfarads.

Les lois voltage-capacité présentent aussi bien sur le muscle à nerf sectionné, que sur le muscle normal du côté opposé des formes simples pour des constantes de temps de valeurs diverses, et de formes complexes avec une discontinuité dans les temps courts.

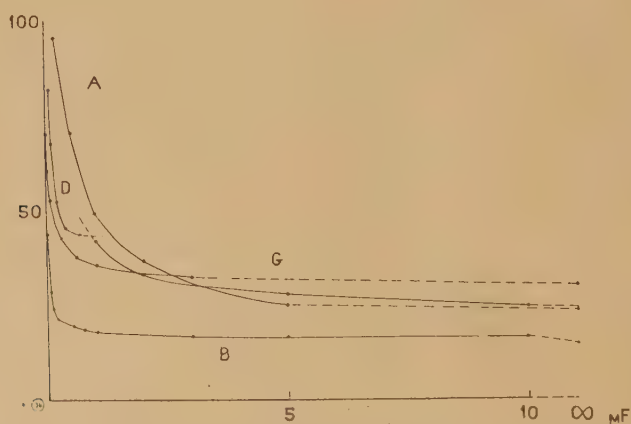


FIG. 36. — Lois voltage-capacité. Gastrocnémiens des différentes grenouilles dont le nerf moteur a été sectionné, depuis 21 jours (courbe G), 23 jours (courbes A et B), 26 jours, courbe D.

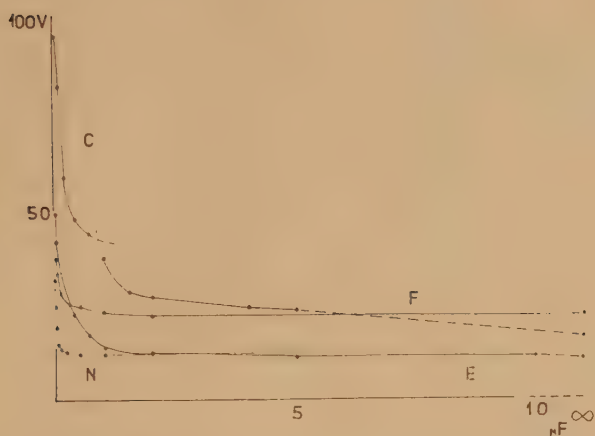


FIG. 37. — Lois voltage-capacité. C, E, F, obtenues à l'excitation des différents points du gastrocnémien de la grenouille dont le nerf moteur a été sectionné 25 jours auparavant, n (en pointillé) obtenue par l'excitation du nerf moteur du côté opposé.

Nous représentons dans les fig. 36, 37 une série de lois obtenues sur les muscles à nerf sectionné, et dans la fig. 38 à titre de comparaison une série de lois obtenues sur le muscle d'une patte opposée normale. Dans la fig. 37 se trouvent les lois obtenues au cours de l'excitation d'un muscle dont le nerf avait été sectionné 25 jours auparavant et une loi obtenue sur le nerf du côté opposé (courbe N) dans la fig. 36 sont réunies les lois obtenues sur les muscles des différentes grenouilles, dont le nerf avait été sectionné 21 à 26 jours auparavant. On voit ici les courbes C et D complexes avec un rebroussement dans les temps courts, et les courbes A, B, E, F, G, qui sont simples. Parmi ces dernières, l'ET 2R de F est entre 17 et 20 millièmes de mf., celle de E de près de 400 millièmes de mf. (l'ET 2R du sciatique de la patte opposée est entre 11 et 15 millièmes de mf.). L'ET 2R de la courbe A se rapproche de 1 mf., celle de B (qui est prise sur le même muscle) se rapproche de 50 millièmes de mf.; l'ET 2R du sciatique du côté opposé est égal à 22 millièmes de mf. L'ET 2R de la courbe G se rapproche de 75 millièmes de mf. celle du nerf du côté opposé, 15 millièmes de mf.

Parmi les lois obtenues sur des gastrocnémiens normaux des pélobates (fig. 38) nous voyons la courbe 5 qui

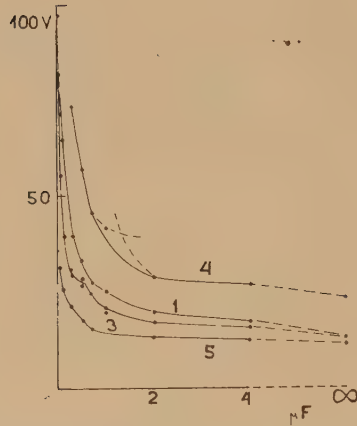


FIG. 38. — Lois voltage-capacité à l'excitation directe des gastrocnémiens normaux chez les pelobates.

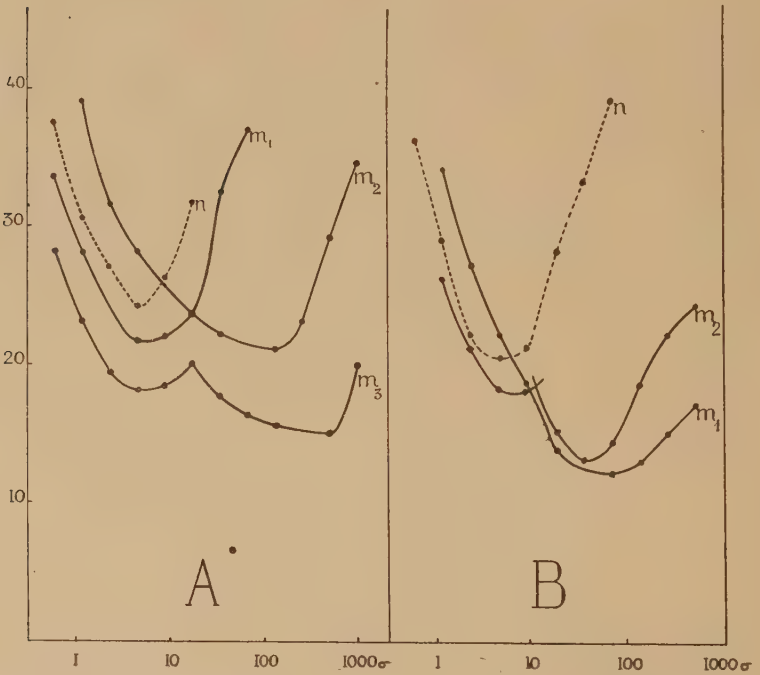


FIG. 39. — En abscisse-durée de l'onde excitante à croissance et décroissance exponentielle, échelle logarithmique. En ordonnée-voltage (unités arbitraires) A : Courbes obtenues sur le muscle normal de grenouille; n, courbe du nerf; m_1 m_2 m_3 : courbes du muscle. B : courbes obtenues sur le muscle de pelobate, dont le nerf moteur a été sectionné 34 jours auparavant; n : courbe du nerf de la patte opposée à la patte opérée, m_1 m_2 , courbes du muscle.

est simple, avec une ET 2R se rapprochant de 400 millièmes de mf. (l'ET 2R du nerf est de 59 millièmes de mf.). Si on considère la courbe 1 comme simple, son ET 2R sera proche de 1 mf., pour la rhéobase prise au courant continu, et proche de 50 millièmes de mf. si on considère comme rhéobase le seuil obtenu avec la décharge de 4 mf. L'ET 2R du nerf moteur correspondant est de 100 millièmes de mf. La courbe 3 est représentée sur la même figure a une forme complexe. La courbe 4 est prise sur le même muscle que la courbe 5. La forme de la courbe 4 est difficile à évaluer, étant donné qu'il n'y a qu'un seul point qui ne se loge pas sur une courbe simple. Si on fait abstraction de ce point aberrant on a une loi simple avec l'ET 2R correspondant de près de 750 (rhéobase au courant constant) ou de 600 millièmes de mf. (rhéobase prise avec 4 mf.). Comme nous l'avons déjà indiqué plus haut, l'ET 2R du nerf moteur correspondant est de 59 millièmes de mf.

D'après la figure 38 on voit que les voltages liminaires déterminés avec le courant continu sont inférieurs à ceux déterminés avec 4 mf. D'après la figure 36 on voit, que ces premiers voltages peuvent même être inférieurs à ceux déterminés avec 10 mf. (courbe B). Nous avons déjà in-

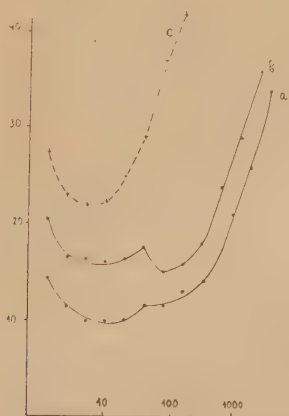


FIG. 40. — Muscle de grenouille dont le nerf moteur a été sectionné 38 jours auparavant. En traits pleins, courbes obtenues sur le muscle, en pointillés, courbe obtenue sur le nerf de la patte opposée. En abscisse, durée de l'onde excitante à croissance et à décroissance exponentielle, échelle logarithmique. En ordonnée-voltage, unités arbitraires.

diqué au cours des chapitres précédents la difficulté que représente cet abaissement du seuil pour la détermination de la rhéobase, et par conséquent de l'ET 2R correspondant.

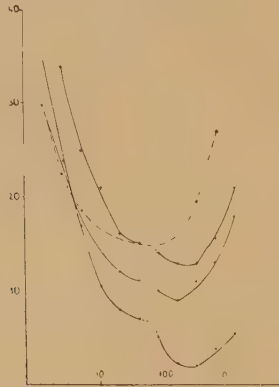


FIG. 41. — Muscle de pelobate dont le nerf moteur a été sectionné 27 jours auparavant. Mêmes notations que la figure 40.

EXCITATION DU MUSCLE A NERF DÉGÉNÉRÉ AVEC LE COURANT A CROISSANCE ET A DÉCROISSANCE EXPONENTIELLES.

Les lois obtenues avec les ondes du double condensateur sur le muscle ont des formes très ressemblantes à celles obtenues sur le muscle normal. Comme on le voit d'après les fig. 39 B, 40, 41, le relèvement de la courbe peut se produire sur le muscle à nerf dégénéré dans la même région de l'échelle du temps, où se relève la courbe dans l'excitation du nerf de la patte opposée.

Les minima des voltages sont situés dans les mêmes régions de l'axe des temps pour le muscle à nerf sectionné, comme pour les muscles normaux.

Dans le cas des muscles à nerf sectionné, ces minima de voltages s'observent pour les durées suivantes de l'établissement des ondes :

11-21,8; 42,5; 85; 170; 340; 700 sigma.

Dans le cas des muscles normaux ces minima s'observent pour :

5,4-21,8; 42,5; 85; 170; 340; 700-1.000 sigma.

Au cours de certaines expériences sur le muscle à nerf sectionné, nous avons eu l'impression que les seuils étaient moins stables et à cause de cela plus difficiles à préciser que dans le muscle sain. Les cas où nous avons observé ce phénomène étant rares, nous ne savons pas s'il faut attribuer à ce dernier une signification caractéristique de la dégénérescence du muscle ou s'il s'agit ici d'un autre facteur. Dans d'autres expériences le muscle à nerf dégénéré donnait des seuils d'une précision aussi grande que ceux que l'on observe sur un muscle normal.

Ainsi, si on interprète la complexité des lois d'excitation du muscle normal comme relevant de l'existence d'excitabilités différentes, on doit également reconnaître l'existence de ces excitabilités dans le cas où l'excitation porte sur le muscle à nerf dégénéré et où l'on sait (d'après les travaux cités plus haut), que les terminaisons nerveuses intramusculaires sont devenues inexcitables.

CONCLUSIONS

Au cours des recherches que nous venons d'exposer, nous avons étudié l'excitabilité musculaire en utilisant, d'une part, un courant à début brusque, d'autre part un courant à établissement progressif.

I. En utilisant *le courant à début brusque* nous avons constaté qu'au cours de l'excitation d'un même muscle on peut obtenir des *ET 2R de valeurs très différentes*, la rhéobase étant déterminée avec le courant constant. Parmi ces valeurs, certaines se rapprochent de celles que l'on trouve en excitant le nerf, d'autres s'en écartent sensiblement. Ces différentes valeurs des ET 2R ont été obtenues au cours de l'excitation du muscle dans des conditions expérimentales diverses :

a) avec des électrodes punctiformes et avec des électrodes ayant une surface de quelques centimètres;

b) sur les différentes régions du muscle;

c) par l'excitation percutanée et par l'excitation du muscle mis à nu.

En *groupant en courbes de fréquence* toutes les valeurs déterminées dans les conditions expérimentales données, on constate :

a) d'une part, que les limites extrêmes de ces valeurs sont les mêmes, quelles que soient les conditions dans lesquelles elles ont été trouvées;

b) d'autre part, que la fréquence avec laquelle certaines d'entre elles se répètent est différente suivant la dimension des électrodes utilisées et suivant la région du muscle étudié (au moins en ce qui concerne les muscles de l'homme et ceux du chien).

Lorsqu'il s'agit de ces derniers, l'excitation longitudinale du muscle nous donne le plus souvent tantôt des grandes ET 2R, quand cette excitation est portée par une cathode stigmatique, ou par une cathode de grande surface (quelques centimètres); tantôt de petites ET 2R (égales à ceux du nerf), lorsque cette excitation est portée par des cathodes de dimensions moyennes. Dans les différentes conditions expérimentales (sauf le cas de très grandes électrodes) les valeurs élevées des ET 2R apparaissent le plus souvent à l'excitation de la région où le muscle se transforme en tendon.

L'analyse des lois complètes d'excitation indique que l'interprétation des valeurs des ET 2R ainsi obtenues ne peut être faite que sous réserve. Car, d'une part, ces lois sont souvent discontinues, d'autre part les très longues durées de passage du courant constant permettent un tel abaissement du voltage liminaire que la signification physiologique de la rhéobase, et par conséquent de l'ET 2R déterminé dans ces conditions, peut être discutée.

II. *En utilisant les courants excitants à établissement progressif*, nous avons constaté que sur le même muscle on pouvait observer le plus souvent deux modalités de réaction à ce courant : dans les graphiques nous voyons en effet deux types d'inclinaison des pentes quand on emploie le courant à début progressif suivi d'un plateau, ou deux emplacements de minima sur l'échelle des temps, quand on emploie les courants à établissement et à décroissance exponentiels.

Parmi ces inclinaisons, comme parmi ces minima, certains se rapprochent de ceux déterminés par l'excitation du nerf, d'autres s'en écartent plus ou moins.

Dans l'excitation longitudinale du biceps de l'homme les régions où on a observé des ET 2R élevés ont présenté des pentes aplaties; dans les régions où les ET 2R étaient petits, ces pentes étaient tantôt aplaties, tantôt aussi raides qu'au point moteur.

L'ensemble de ces résultats est complexe. Toutefois nous avons pu montrer, que le muscle de la grenouille

dont le nerf moteur est dégénéré donne les mêmes résultats que le muscle normal. La complexité des résultats que l'on obtient au cours de l'excitation du muscle ne doit donc pas être attribuée à la présence dans celui-ci du tissu nerveux, et elle ne doit pas être expliquée par l'excitabilité différente du nerf et du muscle.

Vu et approuvé :

Paris, le 27 avril 1936.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

¹ CH. MAURAIN.

Vu et permis d'imprimer,

Le Recteur de l'Académie de Paris,

S. CHARLÉTY.

BIBLIOGRAPHIE

- ABELOUS (J. E.) et LASALLE (1928). — Modifications d'excitabilité d'un nerf au cours de la dégénérescence du nerf homologue sectionné. Origine humorale de ces modifications. *C. R. Soc. Biol.*, XCVIII, 1105.
- APOSTOLAKI (D. I.) et DERIAUD (R.) (1925). — Variation de la chronaxie au cours de dégénérescence expérimentale. *C. R. Soc. Biol.*, XCII, 1482.
- ASMUSSEN (E.) (1933). — Ueber « direkte » und « indirekte » Reizung. *Skand. Arch. Phys.* LXV, 261.
- AUGER (D.) et FESSARD (A.) (1934). — Sur les potentiels d'action de deux effecteurs, muscle strié et organe électrique, comparés à ceux de leurs nerfs. *Ann. de Physiol*, X, 415.
- AZUMA (1923), voir JINNAKA.
- BENNATI (1928). voir BOURGUIGNON.
- BENOIT (P. H.) (1933). — Coefficient thermique de l'effet alpha. *C. R. Soc. Biol.*, CXIII, 722.
- (1934a). — Coefficient thermique de la chronaxie musculaire sous des électrodes de grandeurs diverses. *C. R. Soc. Biol.*, CXV, 374.
- (1934b). — Contribution à l'étude de l'excitation électrique du muscle, I, Coefficient thermique de l'effet alpha. *Arch. Intern. Physiol.* XXXIX, 329.
- BENOIT (P. H.) et COPPÉE (G.) (1935). — Stimulation du muscle par des courants à croissance linéaire au moyen d'électrodes de grande surface. *C. R. Soc. Biol.*, CXVIII, 36.
- BERNARD (A.) (1932), voir LEULIER.
- BOEKE (J.) (1921). — Nervenregeneration und verwandte Innervationsprobleme. *Ergebn. d. Physiol.* XIX, 448.
- BONHOEFFER (K.) (1890). — Ueber einige physiologische Eigenschaften dünn- und dickfaserigen Muskeln bei Amphibien. *Pflügers's Arch.* XLVII, 125.
- BONNARDEL (R.) (1935). — Contribution à l'étude de l'excitabilité musculaire. Lois d'excitation du muscle normal au moyen de décharges de condensateurs. *Arch. Intern. Physiol.*, XLII, 111.
- BONNARDEL (R.) et GOUDCHAUX (S.) (1935). — Contribution à l'étude de l'excitabilité des tissus lents. Lois d'excitation électrique des muscles de sangsue au moyen de décharges de conden-

- sateurs et d'ondes rectangulaires. *Arch. Intern. Physiol.*, XLI, 201.
- BONNARDEL (R.) et LIBERSON (W.) (1934). — Contribution à l'étude des lois d'excitation électrique directe du muscle. *C. R. Soc. Biol.*, CXVI, 740.
- BONVALLET (M.) et MEIDINGER (F.) (1935). — Etude de l'excitabilité sur un muscle à structure neuro-myonique simple. *C. R. Soc. Biol.*, CXIX, 506.
- (1936). — Action des courants progressifs sur un modèle physique de l'excitation. *C. R. Soc. Biol.* CXXI, 394.
- BONVALLET (M.) et NÉOUSSIKINE (B.) (1934a). — Recherches sur la complexité des lois d'excitation sur le muscle normal. *C. R. Soc. Biol.*, CXVI, 747.
- (1934b). — Etude comparative de l'excitabilité du muscle normal et du muscle à nerf dégénéré. *C. R. Soc. Biol.*, CXVI, 750.
- BOTTAZI, cité d'après WYSS (1931).
- BOUMAN (H. D.) (1929). — Contribution à la connaissance de la marge d'excitation. *Ar. Néerl. de Physiol.*, XIV, 2, 199.
- (1935). — Experiments on the double excitability of striped muscle. *Ar. Néerl. de Physiol.*, XX, 296.
- BOURGUIGNON (G.) (1922). — Indépendance de la mesure de la chronaxie et des variations expérimentales du voltage rhéobasique chez l'Homme. *C. R. Soc. Biol.*, LXXXVII, 610.
- (1923). — La chronaxie chez l'Homme. Masson.
- (1925). — Sur les variations de chronaxie au cours de la dégénérescence expérimentale. *C. R. Soc. Biol.*, XCIII, 348.
- (1931). — Chronaxie comparée du nerf et du point moteur du muscle dans les répercussions chez l'Homme. *C. R. Soc. Biol.*, CVII, 220.
- (1932). — *C. R. Soc. Biol.*, CXI, 557.
- BOURGUIGNON (G.) et BENNATI (D.). (1931). — Chronaxie du nerf, du point moteur et des nerfs intramusculaires dans les répercussions expérimentales chez le lapin. *C. R. Soc. Biol.*, CVII, 227.
- BOURGUIGNON (G.) et LAUGIER (H.) (1928). — Variations de la chronaxie dans la fatigue par contraction volontaire soutenue chez l'homme. *C. R. Ac. Sc.*, CLXXXVII, 846.
- BREMER (F.) (1928a). — Sur une contraction lente (contracture) du muscle squelettique de la grenouille et du crapaud, provoquée par une sommation d'influx nerveux. *C. R. Soc. Biol.*, XCVIII, 601.
- (1928b). — Pharmacologie de la contracture neuro-musculaire des Amphibiens. *C. R. Soc. Biol.* XCVIII, 607.
- (1928c). — Signification de la contracture neuro-musculaire. Son explication par la dualité contractile des muscles squelettiques des Amphibiens. *C. R. Soc. Biol.*, XCVIII, 612.

- (1929). — Signification physiopathologique de la contracture neuro musculaire des amphibiens. Son homologie avec la rigidité myotonique de la pathologie humaine. *C. R. Soc. Biol.*, C, 205.
- (1932). — Researches on the contracture of skeletal muscle. *J. of Physiol.* LXXVI, 65.
- BREMER (F.) et GÉRARD (P.) (1925). — Conséquences de l'énervation des muscles striés dans la série des vertébrés. *C. R. Soc. Biol.*, XCII, 1327.
- BREMER (F.) et GÉRARD (P.) (1926). — Sur les modifications du gastrocnémien de la grenouille consécutives à la section du sciatique. *C. R. Soc. Biol.*, XCIV, 1035.
- BRUECKE (1867). — Ueber den Einfluss der Stromesdauer auf die elektrische Erregung der Muskeln. *Sitz. Kl. Akad. Wissensch. Wien, Math. Natur.*, CL, LVI, 594.
- (1868). — Ueber die Reizung der Bewegungsnerven durch elektrische Ströme. *Sitz. Kl. Akad. Wissensch. Wien, Math. Natur.* CL, LVIII, 451).
- BRUECKE (E.-Th.). — Voir KODÉRA et MOORE.
- BUGNARD (L.) et HILL (A.-V.) (1935). — Electric excitation of the fin nerve of Sepia. *J. of Physiol.*, LXXXIII, 425.
- BUSSOW (H.) (1933). — Ueber Reizzeit Spannungskurven und Chronaxie am Menschlichen Nerv und Muskel. *Pflüger's Arch.*, CCXXXI, 689.
- CARDOT (H.) et LAUGIER (H.) (1914). — Influence de l'écartement des électrodes dans les mesures d'excitabilité. *C. R. Soc. Biol.*, LXXVI, 539.
- CHARPY (A.) (1912). — Voir POIRIER.
- CIGARO (V.-H.) (1935). — Chronaxie musculaire des batraciens. *C. R. Soc. Biol.*, CXX, 495.
- COOK (D.-D.) et GÉRARD (R.-W.) (1931). — The effect of stimulation on the degeneration of a severed peripheral nerve. *Am. J. of Physiol.*, XCVII, 412.
- COPPÉE (G.) (1934). — La pararésistance dans l'excitation par les courants alternatifs sinusoïdaux. *Arch. Internat. Physiol.*, XL, 1.
- (1935). — Voir BENOIT.
- COURRIER (1926). — La dégénérescence wallérienne chez les chauves-souris hibernantes. *C. R., Soc. Biol.*, XCIV, 1385.
- CUVIER. — Cité d'après WYSS (1931).
- DAVIS (H.) (1923). — The relationship of the chronaxie of muscle to the size of the stimulating electrodes. *J. of Physiol.*, LVII, p. 81.
- DELVILLE (P.) (1934a). — L'hétérochronisme du nerf et du muscle. *C. R. Soc. Biol.*, CXV, 211.
- (1934b). — Méthode utilisée pour démontrer l'hétérochronisme neuro-musculaire. *C. R. Soc. Biol.*, CXV, 1742.

- (1934c). — L'hétérochronisme neuro-musculaire. *Arch. Intern. de Phys.*, XI, 83.
- DENNY-BROWN (1929). — *Proc. Roy. Soc.*, CIII, B., 321.
- DÉRIAUD (R.). — Voir APOSTOLAKI (1925).
- DOUMER (E.). — Note sur un nouveau signe électrique musculaire. *C. R. Soc. Biol.*, 656.
- DULIÈRE (W.) and HORTON (H.-V.) (1929). — The reversible loss of excitability in isolated amphibian voluntary muscle. *J. of Physiol.*, LXVII, 152.
- DUSPIVA (F.) (1933). — Voir KRUEGER.
- ENGELMANN (T.-W.) (1870). — Beiträge zur allgemeinen Muskel und Nerven Physiologie. Ueber die elektrische Erregung der Ureter, mit Bemerkungen über die elektrische Erregung in allgemein. *Pflüger's. Arch.*, III, 247.
- ERB (W.) (1884). — Traité d'électrothérapie, Paris.
- FABRE (P.) (1927a). — Relation entre la constante linéaire et la chronaxie. *C. R. Ac. Sc.*, CLXXXV, 300.
- (1927b). — L'excitation neuro-musculaire par les courants progressifs chez l'homme. *C. R. Ac. Sc.*, CLXXXIV, 699.
- (1927c). — Distinction entre les mesures d'excitabilité et les mesures de vitesse d'excitabilité neuro-musculaire : un nouveau test d'excitabilité. *C. R. Ac. Sc.*, CLXXXV, 1216.
- (1927d). — De l'excitation neuro musculaire par ondes cunéiformes. *C. R. Ac. Sc.*, CLXXXIV, 1486.
- (1928a). — Mesure du degré de vitalité d'un nerf par les courants progressifs. *C. R. Soc. Biol.*, XCIX, 140.
- (1928b). — Sur la forme des contractions musculaires en excitation indirecte par courants linéaires. *C. R. Ac. Sc.*, CLXXXVI, 170.
- (1928c). — Excitation musculaire directe par les courants progressifs. *C. R. Ac. Sc.*, CLXXXVI, 400.
- (1928d). — Comparaison des paramètres d'excitabilité musculaire par examen microscopique des réponses. *C. R. Ac. Sc.*, CLXXXVI, 1150.
- (1931a). — Excitation par ondes brèves et par courants progressifs : dualité des processus biologiques en jeu. *C. R. Soc. Biol.*, CVIII, 1248.
- (1931b). — Une théorie de l'influx nerveux, explication des faits d'excitation par courants brefs et des courants progressifs. *C. R. Soc. Biol.*, CVIII, 1250.
- (1934). — Sur l'hétérochronisme du nerf et du muscle recherché au moyen des courants progressifs. *C. R. Soc. Biol.*, CXVI, 1063.
- FESSARD (A.) (1934). — Voir AUGER.
- FICK (A.) (1863). — Beiträge zur vergleichenden Physiologie der irritablen Substanzen. Braunschweig.

- (1872). — Studien über elektrische Reizung. *Arbeiten a. d. Physiol. Lab. d. Würzburger Hochschule*, p. 65.
- FLORKIN (M.) (1927), voir FRÉDÉRICQ.
- FONTES (J.) (1925). — Sur la physiologie du muscle énnervé de la grenouille. A propos de la communication de Bremer et Gérard. *C. R. Soc. Biol.* XCIII, 1545.
- FRÉDÉRICQ (H.) et FLORKIN (M.) (1927). — Les variations saisonnières et expérimentales de la chronaxie des muscles lisses. *Arch. Intern. Physiol.*, XXVIII, 21.
- FUNKE (O.) (1874). — Ueber den Einfluss der Ermüdung auf den zeitlichen Verlauf der Muskelthätigkeit. *Pflügers Arch.*, LXXVII, 485.
- FURLING (1933), voir KRUEGER.
- GELFAN (S.) (1933). — The Submaximal responses of the single muscle fibre. *J. of Physiol.*, LXXX, 285.
- GÉRARD (P.) (1926), voir BREMER.
- GÉRARD (R. W.) (1931), voir COOK.
- GILDEMEISTER (1931). — Nach Versuchen von SAKAMOTO. Ueber die Reizwirkung kurzer Stromstöße auf einzelne Nervenfasern. *Ber. über d. ges. Physiol. u. Exper. Pharmacologie*, LXI, 351.
- GOUDCHAUX (1935), voir BONNARDEL.
- GRUNDFEST (H.) (1932). — Excitability of the single fibre nerve muscle complex. *J. of Physiol.*, LXXVI, 95.
- GRUETZNER (P.) (1883a). — Ueber physiologische Verschiedenheiten der Skelettmuskeln. *Breslauer ärztl. Z.* p. 189.
- (1883b). — Zur Physiologie und Histologie der Skelettmuskeln. *Bresl. aertzl. Z.*, 257.
- (1887a). — Zur Muskelphysiologie. *Bresl. aertzl. Z.*, p. 1.
- (1887b). — Ueber die Reizwirkungen der Stoerherer'schen Maschine auf Nerv. u. Muskel. *Pflüger's Arch.*, XLI, 256.
- HAPPEL (1926). — Die Kurven der isotonischen Zuckung des nicht-curariesierten Sartorius, bei direkter und indirekter Reizung. *Pflüger's Arch.*, CCXIII, 336.
- HEGEMANN (F.) (1933b). — Ueber den Isochronismus zwischen den nichttonischen Fasern eines Muskels und dem motorischen Nerven. *Pflüger's Arch.*, CCXXXII, 703.
- (1933a). — L'isochronisme entre les fibres atoniques d'un muscle et le nerf moteur. *C. R. Soc. Biol.*, CXII, 1665.
- HENRIQUES und LINDHARD (1923). — Untersuchungen über den Rythmus der Muskelkontraktion. *Pflüger's Arch.*, CC, 11.
- HILL (1935), voir BUGNARD.
- HINES (H. M.) and KNOWLTON (G. C.) (1932). — Changes in the skeletal muscle of the rat following denervation. *Am. J. of Physiol.*, CIV, 1932, 379.
- HINSEY (J. C.) (1934). — The innervation of skeletal muscle. *Physiol. Rev.*, XIV, 514.

- HIRVONEN (M.) (1932). — Ueber Reizbarkeit des Gesamtmuskels bei elektrischer Reizung. *Skand. Arch. Phys.*, LXIV, 1.
- HOORWEG (L.) (1892). — Ueber die elektrische Nervenerregung. *Pflüger's Arch.*, LII, 87.
- HORTON (H. V.) (1930). — The reversible loss of excitability in isolated amphibian voluntary muscle. 2. A comparison of the inexcitable conditions obtained by different methods. Chronaxie and potassium diffusion. *J. of Physiol.*, LXX, 389.
- (1929), voir DULIÈRE.
- HOU (Ch.-L.) (1930). — Ueber die Veränderungen der Reizzeit-Spannungs Kurve durch Narkose, Kälte und Veratrin. *Pflüger's Arch.*, CCXXVI, 676.
- HUBER (1900). — *Amer. J. of Physiol.*, III, 339, (cité d'après TITECA, 1933).
- JINNAKA (S.) and AZUMA (R.) (1923). — Electric current as a Stimulus with respect to its duration and strength. *Proc. of the Roy. Soc. B.*, XCIV, 49.
- KLINKE (I.) (1931). — Modellversuche zu einer capillarelektischen Erregungstheorie. *Pflüger's Arch.*, CCXXVII, 110.
- KNOWLTON (G. C.) (1932), voir HINES.
- KODERA (Y.) (1928). — Ueber den Verlauf der Reizzeit Spannungs-kurve des motorischen Froschnerven. *Pflüger's Arch.*, CCIXX, 174.
- KODERA (Y.) und BRUECKE (E. Th.) (1928). — Zur Kenntniss und Theorie der Veratrinvergiftung. *Pflüger's Arch.*, CCXX, 279.
- KRAUSE (W.) (1863). — Die Anatomie des Kaninchens. Leipzig.
- KRUEGER (P.), DUSPIVA (F.), und FURLING (F.) (1933). — Tetanus und Tonus der Skelettmuskeln des Frosches, eine histologische, reizphysiologische und chemische Untersuchung. *Pflüger's Arch.*, CCXXXI, 750.
- LAPICQUE (L.) (1908). — Orthorhéonome à volant. Excitabilité de nerfs différents pour des ondes électriques lentes ou rapides. *C. R. Soc. Biol.*, LXIV, 6.
- (1926). — L'excitabilité en fonction du temps. Les Presses Universitaires, Paris.
- (1929). — Les muscles. Traité de physiologie normale et pathologique, 1.
- (1931a). — Has the muscular substance a longer chronaxie than the nervous substance. *J. of Physiol.*, LXXIII, 189.
- (1931b). — On electric stimulation of muscle through Ringer's solution. *J. of Physiol.*, LXXIII, 219.
- (1932a). — Sur la nature du phénomène qui fausse les mesures de chronaxie dans l'eau physiologique. *C. R. Soc. Biol.*, CIX, 175.
- (1932b). — Retrograde polarization, a theory of systematic errors in measurements of muscular chronaxie through Ringer's fluid or with large electrodes. *J. of Physiol.*, LXXVI, 261.

- (1933a). — Alpha and gamma curves in slow muscle. *J. of. Physiol.*, LXXVIII, 381.
- (1933b). — Erreur de la mesure des chronaxies nerveuses par électrodes capillaires sous l'eau physiologique. *C. R. Soc. Biol.*, CXIII, 163.
- (1934a). — L'excitabilité propre du muscle sur le gastrocnémien de la grenouille. *C. R. Soc. Biol.*, CXVI, 620.
- (1934b). — Sur une expérience donnée comme démonstration de l'hétérochronisme neuro-musculaire. *C. R. Soc. Biol.*, CXV, 477.
- (1934c). — Neuro-muscular isochronism and chronological theory of curarization. *J. of. Physiol.*, LXXXI, 113.
- LAPICQUE (L. et M.) (1925). — Nouvelle démonstration de l'égalité des chronaxies entre le muscle strié et son nerf moteur. *C. R. Ac. Sc.*, CLXXX, 1056.
- (1930). — Le complexe neuro-musculaire présente-il 2 chronaxies distinctes ? *C. R. Soc. Biol.*, CV, 850.
- (1931). — Caractère fallacieux des soi disant mesures de chronaxies effectuées dans un bain de solution physiologique. *C. R. Soc. Biol.*, CVIII, 719.
- (1932a). — Influence de la grosseur et de l'écartement des électrodes sur la mesure de la chronaxie musculaire. *C. R. Soc. Biol.*, CIX, 171.
- (1932b). — Expériences sur les muscles lents. pour l'interprétation des mesures de chronaxie dans l'eau physiologique. *C. R. Soc. Biol.*, CXI, 554.
- (1932c). — Die Erregbarkeit der « tonischen » und « nichttonischen » Fasern eines Muskels; ihr Isochronismus im physiologischen Zustande untereinander und mit dem motorischen Nerven. *Pflüger's Arch.*, CCXXX, 381.
- (1932d). — Sur un prétendu hétérochronisme neuro-musculaire signalé pour les muscles atoniques. *C. R. Soc. Biol.*, CIX, 449.
- (1933). — Sur l'influence des électrodes dans la mesure des chronaxies cardiaques. *C. R. Soc. Biol.*, CXIV, 1292.
- (1935). — Isochronisme neuro-musculaire chez l'escargot. *C. R. Soc. Biol.*, CXIX, 128.
- LAPICQUE (M.) et WEILL (J.) (1912). — Influence de la durée de l'excitation sur le phénomène de la contracture. *C. R. Soc. Biol.*, LXXIII, 77.
- LASALLE (1928), voir ABELOUS.
- LAUGIER (H.) (1921). — Electrotonus et excitation. Recherches sur l'excitation d'ouverture. *Thèse Fac. des Sc.*, Paris.
- (1926). — Cité d'après LAPICQUE (1926, p. 238).
- LAUGIER (H.) et LIBERSON (W.) (1932). — Sur les mesures d'excitabilité musculaire en courant ascendant et descendant sur la grenouille. *C. R. Soc. Biol.*, CXI, 944.

- LAUGIER (H.) et NÉOUSSIKINE (B.) (1932). — Mesures d'excitabilité, au point moteur et en plein muscle sur le biceps brachial de l'homme. *C. R. Soc. Biol.*, CXI, 940.
- LAUGIER (H.), voir BOURGUIGNON et CARDOT.
- LEDEBUR (J. Freih. v.) und WACHHOLDER (K.) (1933). — Nachtrag zur Frage des Heterochronismus zwischen dem « nichttonischen » und dem « tonischen » Teile von Froschmuskeln und dem motorischen Nerven. *Pflüger's Arch.*, CCXXXII, 708.
- LEDEBUR (J. Freih. v.), voir WACHHOLDER.
- LESKINEN (V.) (1931), voir RENQVIST.
- LEULIER (A.), BERNARD (A.) et RICHARD (A.) (1932). — Potassium et chronaxie dans la dégénérescence expérimentale. *C. R. Soc. Biol.*, CXI, 848.
- LIBERSON (W.) (1934). — Quelques observations sur l'excitation des nerfs et des muscles de l'homme par les courants lentement croissants. *C. R. Soc. Biol.*, CXVI, 1319.
- LIBERSON (W.), voir BONNARDEL et LAUGIER.
- LINDHARD (J.) (1932). — Ueber das Entstehen der Aktionsströme im Muskel. *Skand. Arch. Phys.*, LXIV, 299.
- LINDHARD (J.) (1923), voir HENRIQUES.
- LORENZINI, cité d'après WYSS (1931).
- LUCAS (K.) (1906). — On the optimal electric stimuli of normal and curarised muscle. *J. of. Physiol.*, XXXIV, 372.
- (1907a). — On the optimal electric stimuli of Muscle and Nerve. *J. of. Physiol.*, XXXV, 103.
- (1907b). — The analysis of complex excitable tissues by their response to electric currents of short duration. *J. of. Physiol.*, XXXV, 310.
- (1907c). — The excitable substances of amphibian muscle. *J. of. Physiol.*, XXXVI, 113.
- (1907d). — On the rate of variation of the exciting current as a factor in electrical excitation. *J. of. Physiol.*, XXXVI, 253.
- (1908). — On the rate of development of the excitatory process in muscle and nerve. *J. of. Physiol.*, XXXVII, 459.
- MARIANINI (1829). — Annales de Chimie et de Physique, XL, 234, cité d'après LAUGIER (1921).
- MATTON (L.) (1932). — Variations des courbes d'excitabilité de K. Lucas. *C. R. Soc. Biol.*, CX, 943.
- MEIDINGER (F.) (1935a). — Le long adducteur de la grenouille comme objet favorable à l'étude de l'excitabilité musculaire. *C. R. Soc. Biol.*, CXIX, 292.
- (1935b). — Etude de l'excitabilité des fibres musculaires de la membrane retrolinguale de la grenouille. *C. R. Soc. Biol.*, CXX, 705.
- MEIDINGER (F.), voir BONVALLET.

- MOORE (A. R.) und BRUECKE (E. Th.) (1931). — Ueber Unterschiede zwischen direkter und indirekter Erregung eines Muskels und seiner einzelner Fasern. *Pflüger's Arch.*, CCXXVIII, 619.
- MOSCHINI (A.) (1928). — Influence exercée par la section du sciatique sur le Phosphagène du gastrocnémien de la grenouille. *C. R. Soc. Biol.*, XCIX, 1889.
- NÉOUSSIKINE (B.), voir BONVALLET et LAUGIER.
- NOTHMANN (F.) (1932), voir WACHHOLDER.
- PAINE (V. L.) (1931), voir PARKER.
- PARKER (G. H.) (1933). — The progressive degeneration of frog nerve. *Am. J. of Physiol.*, CVI, 398.
- PARKER (G. H.) et PAINE (V. L.) (1931). — Progressive degeneration of the lateral line nerve in the Catfish. *Pr. of. N. Ac. of. Sc.*, XVII, 589.
- PARVIAINEN (S.) (1931), voir RENQVIST.
- PEREIRA (J. R.) (1925). — Sur la dualité fonctionnelle de la fibre musculaire. *C. R. Soc. Biol.*, XCIII, 154.
- PLATZ (O.) (1932). — Ueber Reizzeit Spannungskurven am Menschlichen Muskel. *Pflüger's Arch.*, CCXXX, 447.
- POIRIER (P.) et CHARPY (A.) (1912). — Traité d'anatomie humaine. II. Myologie. Paris, Masson.
- REMAK, cité par ERB (1884).
- RENQVIST (Y.), LESKINEN (V.) und PARVIAINEN (S.) (1931). — Die Bedeutung des Parameters a der Weiss-Hoorwegschen Reizformel. *Skand. Arch. Phys.*, LXI, 113.
- RENQVIST (Y.) und PARVIAINEN (S.) (1931). — Lokalisation der Schwellenzuckungen im Froschmuskel und diskontinuierliche Reizzeitspannungskurven. *Skand. Arch. Phys.*, LXXII, 299.
- RICHARD (A.) (1932), voir LEULIER.
- RIJLANT (P.) (1933a). — Dualité des mécanismes du tonus et de la contraction dans le muscle strié. *Ann. Physiol.*, IX, 843.
- (1933b). — Le tonus musculaire chez la grenouille mâle pendant la période d'accouplement. *C. R. Soc. Biol.*, CXII, 1575.
- (1933c). — L'état tonique des muscles striés de la grenouille. *C. R. Soc. Biol.*, CXII, 1579.
- (1933d). — Le tonus musculaire des Anoures. *C. R. Soc. Biol.*, CXIII, 1551.
- (1933e). — Etude chez la poule des activités toniques et contractiles du muscle strié pendant l'hypnose. Le tonus musculaire chez un mammifère en état d'hypnose. *C. R. Soc. Biol.*, CXIII, 417 et 421.
- (1933f). — Duality of the Mechanismus of Tonus and Contraction in striated muscle. *J. of Physiol.*, LXXX, 20.
- (1934). — Caractéristiques oscillographiques des ripostes toniques et contractiles du muscle strié. *C. R. Soc. Biol.*, CXV, 741.

- RITTER (1828). — Beiträge zur näheren Kenntniss d. Galvanismus. IV. 706.
- ROSENBLUETH (A.) (1934). — Voir SIMÉONE.
- ROSNER (A.) (1900). — Ueber die Erregbarkeit verschiedenartiger quergestreifter Muskelgruppen. *Pflüger's Arch.*, LXXXI, 105.
- RUECKERT (W.) (1930). — Die phylogenetische Bedingtheit tonischer Eigenschaften der quergestreiften Wirbeltiermuskulatur. *Pflüger's Arch.*, CCXXVI, 323.
- RUSHTON (W.-A.-H.) (1930). — Excitable substances in the nerve muscle complex. *J. of Physiol.*, LXX, 317.
- (1931). — The normal presence of alpha and gamma excitabilities in the nerve-muscle complex. *J. of Physiol.*, LXXII, 265.
- (1932a). — A new observation in the excitation of nerve and muscle. *J. of Physiol.*, LXXV, 16 p.
- (1932b). — Identification of the gamma excitability in muscle. *J. of Physiol.*, LXXV, 161.
- (1932c). — Nerve Supply to Luca's alpha substance. *J. of Physiol.*, LXXIV, 231.
- (1932d). — Lapique's canonical strenght duration curve. *J. of Physiol.*, LXXIV, 424.
- (1932e). — Identification of Luca's alpha excitability. *J. of Physiol.*, LXXV, 445.
- (1933). — Lapique's theory of curarisation. *J. of Physiol.*, LXXVII, 337.
- SACHS (1874). — Arch. f. Anatom. u. Physiol., cité d'après ASMUSSEN (1933).
- SAKAMOTO (S.) (1933). — Elektrische Reizung einer einzelnen motorischen Nervenfasern durch Gleichspannung. *Pflüger's Arch.*, CCXXXI, 489.
- SCHENK (1900). — Kleinere Notizen zur allgemeinen Muskelphysiologie. *Pflüger's Arch.*, LXXIX, 333.
- SCHRIEVER (H.) (1931). — Ueber Einschleichen von Strohm. I. Mitteilung. Versuch der Aufstellung allgemeiner Gesetzmäßigkeiten. *Z. f. Biol.*, XCI, 173.
- (1933). — Ueber Einschleichen von Strohm. II. Mitteilung. Quantitative Verschiedenheiten. *Z. f. Biol.*, XCIII, 123.
- SIMÉONE (F.-A.) and ROSENBLUETH (A.) (1934). — The electrical excitability of the nictitating membrane. *Amer. J. of Physiol.*, CX, 399.
- SZABUNIEWITZ (1930a). — Ueber das Potential des Muskels. *Pflüger's Arch.*, CCXXIII, 744.
- (1930b). — Ueber die Zuckungsformen der normalen und polarisierten Muskeln bei unmittelbarer und mittelbarer Reizung. *Pflüger's Arch.*, CCXXIII, 775.
- TELLO (F.) (1907). — Dégénération et régénération des plaques motrices après la section des nerfs. *Trav. du Lab. de Rech. biol. de Madrid*, V, 117.

- TITÉCA (J.) (1932). — Etude physiologique de la dégénérescence wallérienne du sciatique de la grenouille. *C. R. Soc. Biol.*, CXI, 645.
- (1933). — Abolition précoce de la transmission neuromusculaire au cours de la dégénérescence wallérienne. *C. R. Soc. Biol.*, CXII, 1588.
- (1935). — Etude des modifications fonctionnelles du nerf au cours de sa dégénérescence wallérienne. *Arch. Intern. Physiol.*, XLI, 1.
- UMRATH (1926). — Ueber die elektrische Erregung motorischer Nerven nach der Nernst Hillschen Theorie. *Z. f. Biol.*, LXXXIV, 1-9.
- VERPAUX (D.) (1932). — Contribution à l'étude de la chronaxie des muscles. *Arch. Intern. Physiol.*, XXXV, 431.
- VERRYP (1924). — La relation de la chronaxie à la surface des électrodes et à la direction du courant électrique étudiée sur le muscle de grenouille. *C. R. Soc. Biol.*, XCI, 108.
- VIERSMA (H.-J.) (1929). — Sur le rapport entre la chronaxie et la rapidité de la contraction musculaire. *Arch. Neerl. de Physiol.*, XIV, 49.
- VON KRIES (1884). — Ueber die Abhängigkeit der Erregungsvorgänge von dem zeitlichen Verlauf der zur Reizung dienenden Elektrizitäts Bewegungen. *Arch. f. Physiol.*, 337.
- WACHHOLDER (K.) (1930a). — Die allgemeinen physiologischen Grundlagen der Neurologie. II Teil. Allgemeine Physiologie der Muskeln. *Fortsch. d. Neurol. Psychiatr. u. Grenzgeb.*, II, 1.
- (1930b). — Untersuchungen über « tonische » und « nicht tonische » Wirbeltiermuskeln. II. Acetylcholin, und Tiegelsche Contractur in ihren Beziehungen zueinander und zur tetanischen Kontraktionsform. Die Plastizität der beiden Muskelarten. *Pflüger's Arch.*, CCXXVI, 255.
- (1930c). — Untersuchungen über « tonische » und « nicht tonische » Wirbeltiermuskeln. III. Verschiedenes Verhalten bei ermüdender Reizung. *Pflüger's Arch.*, CCXXVI, 274.
- (1932a). — Weitere Untersuchungen über das Verhalten « tonischer » und « nicht tonischer » Muskeln bei ermüdender Reizung. *Pflüger's Arch.*, CCXXIX, 133.
- (1932b). — Unterschiede in der Fähigkeit « tonischer » Muskeln zur Superposition der Einzelzuckungen bei tetanischer Reizung. *Pflüger's Arch.*, CCXXIX, 143.
- WACHHOLDER (K.) und LEDEBUR (J.-v.) (1931). — Die Erregbarkeit der « tonischen » und « nicht tonischen » Fasern eines Muskels bei direkter und indirekter Reizung. Ein kritischer Beitrag zur Frage des Isochronismus von Nerv und Muskel. *Pflüger's Arch.*, CCXXVIII, 183.
- (1933). — Weitere Untersuchungen zur Frage des Hete-

- rochronismus zwischen dem « nicht tonischen » und dem « tonischen » Teile von Froschmuskeln und dem motorischen Nerven. *Pflüger's Arch.*, CCXXXI, 77.
- WACHHOLDER (K.) und NOTHMANN (F.) (1932). — Jahreszeitliches Schwanken zwischen « tonischem » und « nicht tonischem » Verhalten von Wirbeltiermuskeln. *Pflüger's Arch.*, CCXXXIX, 120.
- WACHHOLDER (K.) (1933). — Voir LEDEBUR.
- WATTS (C.-F.) (1924). — The effect of curari and denervation upon the electrical excitability of triated muscle. *J. of Physiol.*, LIX, 143.
- WEISS (G.) (1901a). — Sur la possibilité de rendre comparable entre eux les appareils servant à l'excitation électrique. *Arch. Ital. Biol.*, XXXV, 413.
- (1901b). — Rôle de la quantité d'électricité dans l'excitation des nerfs. La loi de l'excitation électrique des nerfs. *C. R. Soc. Biol.*, LII, 441 et 446.
- (c). — Cité d'après COURRIER (1926).
- WERTHEIM-SOLOMONSON, cité d'après COHN (T.) (1924). — Elektrodiagnostik und Elektrotherapie, Berlin.
- WYSS (O.-A.-M.) (1931). — Etude de la secousse vératrinique avec l'excitation sélective dans le temps. Thèse de Fac. Sc., Paris.

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION	1
Excitabilité directe et indirecte du muscle	2
Constante de temps d'excitation	3
CHAPITRE PREMIER. — <i>Historique, But et méthode des recherches personnelles</i>	6
Historique	6
Rôle de la dimension des électrodes	7
Recherches effectuées au moyen d'électrodes de différentes dimensions	7
Interprétation des résultats	9
Recherches effectuées au moyen d'électrodes uniquement stigmatiques	11
Interprétation des résultats	13
I ^{re} hypothèse : Différence d'excitabilité du nerf et du muscle	14
II ^e hypothèse : 1) Présence dans le nerf des éléments à excitabilité différente	14
2) Présence dans le muscle d'éléments à excitabilité différente	15
III ^e hypothèse : Erreurs expérimentales pouvant masquer l'homogénéité des mesures	17
1) Conditions instrumentales	17
2) Conditions physiologiques	18
Recherches personnelles : But et méthode	20

PREMIERE PARTIE

EXPÉRIENCES FAITES SUR LE MUSCLE DE L'HOMME ET DU CHIEN.

CHAPITRE II. — <i>Déterminations de l'ET 2R dans les différentes régions du muscle</i>	23
Muscle biceps brachial de l'homme	23
Technique expérimentale	25
A) Dispositif expérimental	25
B) Prise de mesures	26
Résultats	26

Muscle du chien	31
Technique expérimentale	31
Résultats	32
A) Comparaison des valeurs de l'ET 2R dé-	
terminées à travers la peau et sur le	
muscle dénudé	32
B) Distribution des valeurs de l'ET 2R dans	
les différentes régions du muscle	33
CHAPITRE III. — <i>Détermination de l'ET 2R dans des condi-</i>	
<i>tions expérimentales différentes</i>	36
Influence de la position de l'anode sur les valeurs de	
l'ET 2R déterminées dans les différentes régions	
du muscle biceps de l'homme	36
Technique expérimentale	37
Résultats	37
ET 2R	37
Rhéobases	38
Influence de la dimension des électrodes sur la dis-	
tribution des ET 2R	39
Excitation du muscle du chien avec des élec-	
trodes de différentes dimensions	40
Technique expérimentale	40
Résultats	41
Comparaison des valeurs obten-	
nues à l'excitation directe et	
à l'excitation indirecte du	
même muscle	43
Relation avec l'état de la fibre	
musculaire	45
Excitation du muscle biceps de l'homme avec	
des électrodes de différentes dimensions	
Technique expérimentale	47
Résultats	48
a) Influence de la dimension des	
électrodes sur la distribution	
des ET 2R	48
Régions en dehors du point	
moteur	50
Point moteur	51
b) Influence de la dimension des	
électrodes sur les rhéobases	
52	
Discussion des résultats obtenus avec des	
électrodes de dimensions différentes ..	55

CHAPITRE IV. — <i>Détermination des lois d'excitation au moyen de décharges de condensateurs</i>	58
Comparaison des résultats à travers la peau et sur le muscle dénudé du chien	58
Forme de la loi et valeur de l'ET 2R	61
Détermination de la rhéobase avec le courant constant	62
CHAPITRE V. — <i>Détermination des lois d'excitation au moyen de courant lentement croissant suivi d'un plateau indéfini</i>	65
Historique	65
Travaux personnels	66
Technique expérimentale	66
Résultats	68
Régions du muscle	69
Valeur de l'ET 2R	71

DEUXIEME PARTIE

EXPÉRIENCES FAITES SUR LE MUSCLE DES BATRACIENS

CHAPITRE VI. — <i>Muscle normal</i>	75
1. Courant à établissement brusque	75
Recherches personnelles	75
Technique expérimentale	75
Résultats	76
2. Courant à établissement et à décroissance exponentiels	78
Historique	78
Recherches personnelles	79
Technique	79
Résultats	79
CHAPITRE VII. — <i>Muscle à nerf dégénéré</i>	83
Historique	83
Moment de dégénérescence	83
Excitabilité du muscle à nerf dégénéré	84
2. Recherches personnelles	85
Technique	85
Résultats	85
Courant à début brusque	85
Courant à croissance et à décroissance exponentielles	90
CONCLUSIONS	92
BIBLIOGRAPHIE	95

